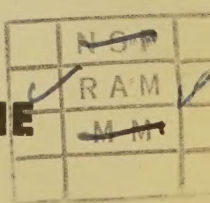
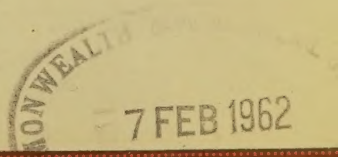
ANNALES DES ÉPIPHYTIES

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE





VOLUME 12 1961 NUMÉRO 3

AVIS AUX LECTEURS

La liste des Annales publiées par l'I. N. R. A. s'établit comme suit au 1er janvier 1961 :

ANNALES AGRONOMIQUES. — Agronomie générale et science du sol — Publication bimestrielle.

ANNALES DE PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE. — Publication trimestrielle.

ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES. — Publication trimestrielle.

ANNALES DES ÉPIPHYTIES. — Pathologie végétale, zoologie agricole, phytopharmacie — Publication trimestrielle.

ANNALES DE L'ABEILLE. — Publication trimestrielle.

ANNALES DE ZOOTECHNIE. — Publication trimestrielle.

ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE. — Publication trimestrielle.

ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE. — Publication trimestrielle.

PUBLICATIONS RÉCENTES :

LA PHYSIOLOGIE DE L'INSECTE : Les grandes fonctions, le comportement, écophysiologie, par **R. Chauvin.** Un fort volume relié de 918 pages. **35** NF
Franco ..... **38** NF

LA PHYSIOLOGIE DU VER A SOIE, par **J.-M. Legay.** Une plaquette brochée ..... **8** NF
Franco ..... **8,50** NF

VIENT DE PARAITRE :

MALADIES A VIRUS DES PLANTES ET MÉTHODES DE LUTTE, par **P. Cornuet.** Un ouvrage in-8° cartonné de 440 pages..... **35** NF
Franco ..... **38** NF

PROTECTION ACOUSTIQUE DES CULTURES ET AUTRES MÉTHODES D'EFFAROUCHEMENT DES OISEAUX, par **R.-G. Busnel** et **G. Giban.** Un ouvrage 17 × 24,5, cartonné de 240 pages..... **25** NF
Franco ..... **28** NF

Les commandes d'ouvrages doivent être adressées au Régisseur des publications, 149, rue de Grenelle, Paris-VII^e^.

Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des publications, par virement postal, à son compte courant : Paris 9064-43 ou par bons U. N. E. S. C. O.

Ann. Epiphyties, 1961, **12** (3), 241-262.

ÉTUDE SUR LA MALADIE DU BOIS NOIR DE LA VIGNE : SES RAPPORTS AVEC LA FLAVESCENCE DORÉE

A. CAUDWELL

Station de Pathologie végétale
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Ouest, Pont-de-la-Maye (Gironde).

SOMMAIRE

Une maladie de la vigne nommée « Bois noir », très répandue en Bourgogne, dans le Jura et dans l'Aube a été reconnue identique à la « Flavescence dorée », maladie à virus déjà décrite en Armagnac. Elle s'y présente sous une forme endémique qui s'oppose assez nettement à l'aspect épidémique observé dans le Sud-Ouest de la France. Les symptômes de cette maladie sont comparés à ceux des autres rougeaux et flavescences et aux autres viroses de la vigne. Quelques nouvelles données sont apparues sur l'étiologie de la Flavescence dorée, et les méthodes de lutte sont discutées.

Diverses publications (Branas 1956-1957 ; Caudwell 1956-1957 ; Gartel 1959 ; Levadoux 1955) ont déjà fait état d'une grave maladie de la Vigne qui se propage rapidement en Gascogne (Armagnac et Chalosse), la Flavescence dorée. Branas signalait en 1956 (*b*) que des symptômes semblables se rencontraient en Bourgogne.

L'étude comparative d'une même maladie dans deux régions si différentes nous a paru intéressante ; elle peut permettre de vérifier les hypothèses de travail dans les meilleures conditions.

Le présent rapport voudrait tenter d'exposer les raisons qui amènent à penser que la maladie observée dans le Centre-Est est bien la Flavescence dorée.

Il essayera également de bien distinguer ce mal d'autres viroses ou affections physiologiques parfois confondues avec lui, dans ces mêmes régions.

La maladie étant ainsi bien définie, nous étudierons son comportement particulier dans les différentes régions.

Enfin, nous dégagerons quelques conclusions de nos observations, et étudierons les divers moyens de lutte possibles.

I. — ÉTUDE COMPARÉE ENTRE LA FLAVESCENCE DORÉE DU SUD-OUEST ET LA MALADIE DU BOIS NOIR DE LA BOURGOGNE ET DU JURA.

Il existe dans le Centre-Est de la France plusieurs maladies de la vigne provoquant des enroulements du feuillage. Nous tenterons de bien les différencier au chapitre II, et nous ne nous attacherons ici qu'aux symptômes rappelant la Flavescence dorée, que les viticulteurs de Saône-et-Loire appellent le « Bois noir » et ceux de la région de Chablis « Noirot » ou « Flû ».

Il est possible de comparer le Bois noir à la Flavescence dorée de quatre points de vue : les symptômes, l'évolution de la maladie sur un cep, la répartition des malades au vignoble, et l'échelle de sensibilité des cépages.

1° *Comparaison des symptômes.*

Plusieurs descriptions de la Flavescence dorée ont été déjà publiées (Caudwell, 1956 ; Caudwell et Ottenwaelter 1957 ; Gärtel 1959). Il suffit donc de les rappeler brièvement en insistant sur les légères différences qui peuvent être faites entre le Bois noir sur *Chardonnay* et la Flavescence dorée en Armagnac.

A) *Allure générale du cep malade.*

Les cépages les plus sensibles (*Baco 22A*) atteints de Flavescence dorée ont fréquemment un port pleureur que l'on observe rarement sur les variétés plus résistantes en Armagnac. Le *Chardonnay* atteint de Bois noir se rapprocherait de ces dernières.

Les symptômes sont répartis de façon sectoriale sur les ceps malades dans les deux régions considérées : rameaux malades et rameaux d'aspect sain peuvent apparaître sur un même cep, parfois même être issus d'un même œil.

B) *Inhibition de la croissance.*

Nous verrons que les symptômes sur les feuilles n'apparaissent que vers la fin du mois de juin. Il existe un symptôme beaucoup plus précoce, l'inhibition de la croissance. Celle-ci est d'autant plus apparente que la maladie survient plus tôt par rapport à cette croissance. A la limite, les yeux peuvent être tout à fait inhibés, le cep garde son aspect hivernal.

Dans d'autres cas, la pousse n'est que partiellement freinée : les entre-nœuds sont courts sur toute la longueur ou seulement à certains niveaux (fig. 6) correspondant à la croissance dans les périodes sèches, les plus favorables au développement des symptômes.

Les inhibitions de croissance se retrouvent sur certaines feuilles, où les zones les plus jaunies sont parfois atrophiées (fig. 1).

Ce sont les cépages sensibles qui présentent les cas les plus typiques de tels troubles en Armagnac. Ici encore le *Chardonnay* a, dans le Centre-Est, un comportement voisin de celui des variétés moyennement sensibles en Armagnac : les rameaux nains sont l'exception.

FIG 1. — (Cliché GROSCLAUDE).
A gauche : feuille de Baco 22 A malade : sa moitié gauche, la plus atteinte, la plus décolorée (jaunissement *a*) est ici atrophiée.
A droite : feuille saine.

FIG. 2. — *Chardonnay atteint du Bois noir (Jura).*

C) *Défaut d'aoûtement.*

La Flavescence dorée empêche l'aoûtement des bois. Ce fait est très général et d'autant plus apparent que la maladie survient plus tôt par rapport à l'aoûtement normal.

Les pousses atteintes avant l'époque de l'aoûtement restent herbacées. Elles noircissent et meurent en hiver.

Les rameaux atteints pendant l'aoûtement cessent de mûrir, restent légers, noircissent en hiver (Bois noir, Noirot), mais ne meurent pas. Ils seront tardifs dans leur débourrement printanier.

Le défaut d'aoûtement, symptôme très caractéristique, se retrouve en Bourgogne-Franche Comté.

On peut cependant signaler que le bois malade de *Baco 22 A* est plus « caoutchouteux » (port pleureur) et plus cassant que celui du *Chardonnay*.

D) *Coulure.*

Si la maladie est précoce, les fleurs se dessèchent en commençant par l'extrémité de l'inflorescence. Souvent un secteur seulement de celle-ci se flétrit.

Si la maladie est plus tardive, les grains se rident sans se dessécher tout à fait, avant que le pédoncule et la rafle soient eux-mêmes secs.

Chez le *Baco 22 A*, les grains ridés tombent en grande quantité, alors qu'ils restent d'ordinaire sur leur grappe en Bourgogne chez le *Chardonnay*. Là encore le parallèle semble indiquer davantage une différence de gravité qu'une différence de symptôme.

FIG. 3. — *Chardonnay atteint du Bois noir (Jura).*

FIG. 5. — *Bois noir sur Chardonnay (Jura).*

FIG. 4. — *Bois noir sur Chardonnay (Chablis).*

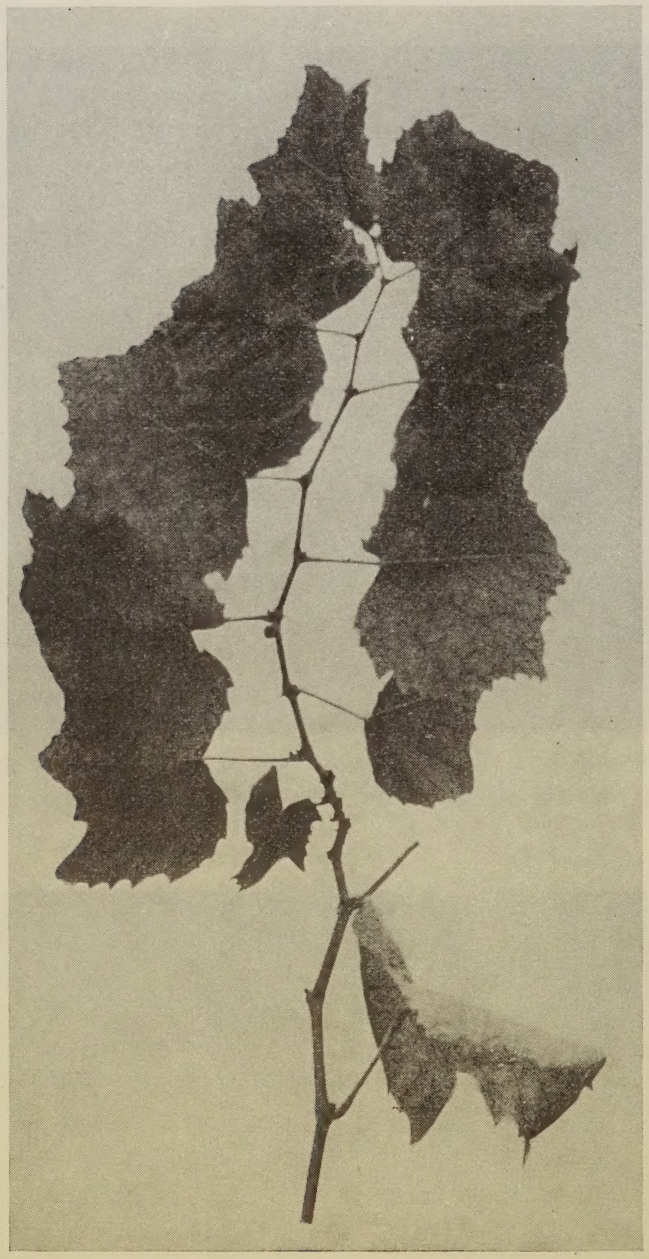


FIG. 6. — *Variations de la longueur des entre-nœuds suivant l'état de sécheresse du sol : sur Baco 22 A malade. (Les feuilles du haut, sans symptôme, n'ont pas encore subi de saison sèche).*

E) *Symptômes foliaires.*

La maladie du Bois noir, comme la Flavescence dorée provoque un durcissement de la feuille, accompagné d'un enroulement vers le dessous.

Ce symptôme banal de Rougeau est accompagné de 4 types de colorations très caractéristiques qui peuvent exister ensemble ou séparément.

— *a*) Jaunissement (rougissement sur cépages rouges) atteignant les parties ensoleillées des feuilles : aspect de reflet sur une surface métallique ; c'est le symptôme le plus précoce (fig. 1, 8).

— *b*) Taches jaunes crème (sur cépages blancs ou rouges), bien délimitées (en mosaïque) situées de préférence le long des nervures de tous ordres.

— *c*) Jaunissement (sur cépages blancs ou rouges) des nervures principales de la feuille, suivi du dessèchement de ces mêmes nervures (fig. 2, 3, 4, 5, 7). C'est un symptôme très important.

— *d*) Développement de secteurs jaunes (cépages blancs) ou rouges (cépages rouges) sur le fond vert de la feuille (sans secteurs de couleur intermédiaire) (fig. 2, 3, 4). Ces secteurs sont limités exactement par deux ou trois nervures. Cette coloration peut être suivie d'un dessèchement également sectorial.

Notons que les types de coloration du feuillage *b*, *c*, *d*, sont caractéristiques, même en l'absence de tout enroulement ou durcissement des feuilles.

L'ensemble de ces symptômes a été relevé en Bourgogne et dans le Jura, comme en Armagnac.

La comparaison détaillée de ces divers caractères semble montrer que la maladie du Bois noir est identique à la Flavescence dorée ; tout au plus peut-on noter des différences de gravité. Nous allons compléter tout d'abord cette information par quelques données sur l'évolution de la maladie d'année en année.

2° *Comparaison de l'évolution de la maladie sur un cep.*

Nous avons déjà indiqué (Caudwell 1957, 1958, 1959) quelle est, en Armagnac, l'évolution de la Flavescence dorée dans le temps sur un cep donné. Il y a *crise très grave en première année suivie d'une régression des symptômes (guérison apparente) dans les années qui suivent.* Les rechutes qui peuvent se produire sont rarement aussi graves que la crise de première année, mais la végétation présente un certain retard.

Dans le Centre-Est, certains symptômes graves ont été rencontrés dans la région d'Arbois, où la maladie est récente (crise ?). Partout ailleurs, les symptômes sont atténués (rechutes ?). Ce dernier comportement est très comparable à celui de la Flavescence dorée dans les zones les plus anciennement atteintes du Sud-Ouest.

Nous avons noté pour l'Armagnac sur *Baco 22 A* (Caudwell 1957, page 371 et Caudwell 1959), *qu'il n'existe, pour un cep donné, aucune corrélation entre les notes de gravité de la maladie de deux ou plusieurs années consécutives.* Pour les ceps atteints depuis 1957 par exemple, la note de 1959 est indépendante de celle de 1958 ou de 1957. Ce curieux comportement existe-t-il pour le Bois noir ?

Des notations faites selon le barème utilisé en Armagnac (0 = aucun symptôme ; 5 = cep très gravement malade) sur des vignes de Bourgogne anciennement atteintes, il ressort deux faits essentiels :

— *a*) Les notes 0 ont tendance à se retrouver plusieurs années sur les mêmes ceps.

Si ce n'est pas le cas dans les vignes de *Baco 22 A* en Gascogne, ce fait pourrait se retrouver sur des cépages plus résistants.

— *b*) En dehors des notes 0, il n'existe, comme en Armagnac, aucune corrélation entre les notes de gravité de la maladie de deux années consécutives. Le tableau 1 montre en effet la distribution des notes de maladie en 1958 et le devenir de chacune d'elles en 1959. Les tests d'homogénéité χ^2 permettent d'admettre l'hypothèse de l'identité de toutes ces distributions partielles de 1959 ($P\chi^2 \neq 60$ p. 100.)

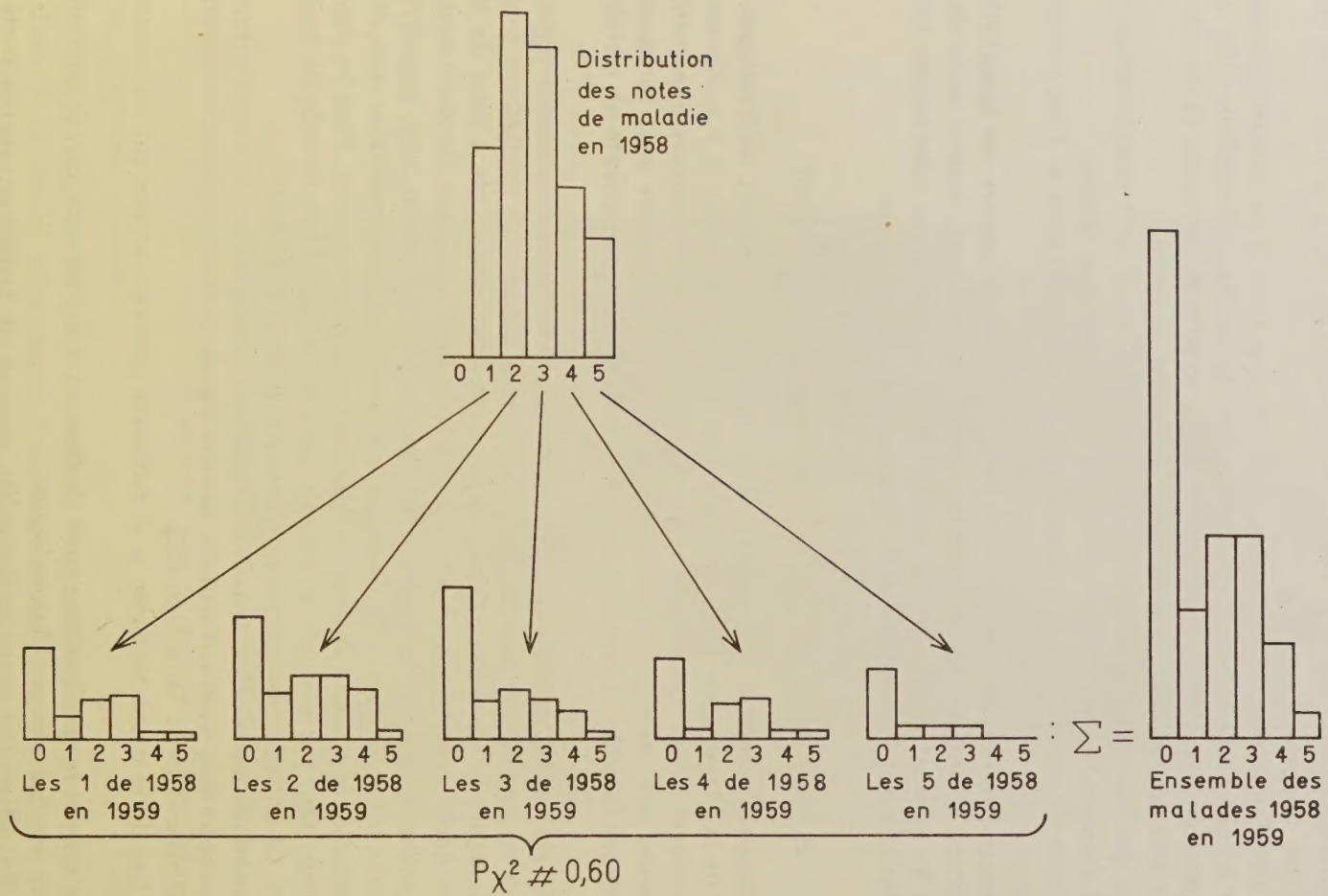


TABLEAU 1. — *Corrélation des notes de gravité de la maladie de deux années consécutives.*

Abscisses : Notes de gravité de la maladie.
(0 = aucun symptôme ; 5 = cep très malade).
Ordonnées : Fréquences.

3° *Comparaison de la répartition des ceps malades. Considérations sur l'état épidémique ou endémique de la maladie.*

A) *Etat épidémique de la Flavescence dorée.*

Description. — Lorsque la Flavescence dorée se propage dans un vignoble, on la remarque d'abord sur quelques ceps. Ceux-ci sont les foyers d'où la maladie essaime l'année suivante en formant des taches denses au centre, diluées sur la périphérie. Il se développe des foyers satellites qui rejoignent la tache principale. La vigne est d'ordinaire envahie en quatre ou cinq ans dans sa totalité.

Cette image moyenne de l'épidémie dans un vignoble se retrouve à l'échelle de la région. On l'observe depuis 1949 en bas Armagnac et en Chalosse. La maladie progresse de proche en proche et l'on peut estimer que ses « avant-gardes » (taches ponctuelles de la zone III décrites dans une publication antérieure (Caudwell 1957) avancent d'environ cinq kilomètres par an. L'épidémie atteint maintenant la Tenareze, le Haut Armagnac, le Lot-et-Garonne et les Hautes-Pyrénées.

Chaque année les nouveaux pieds malades présentent les symptômes maximaux (crise primaire) ; ceux qui furent atteints les années précédentes montrent des caractères de maladie atténués ou nuls (guérison apparente). Il est donc rare de voir un vignoble dont tous les ceps présenteraient des symptômes, car il existe en général des individus encore sains, ou guéris, ou les deux simultanément, se distinguant par leur vigueur.

Expression statistique. — L'aspect épidémique de la Flavescence dorée se traduit donc par les taches que nous venons de décrire. Si l'on découpe le vignoble en parcelles de cinq ceps, la distribution des fréquences de telles parcelles contenant 0, 1, 2, 3, 4 ou 5 ceps présentant des symptômes, ne s'ajuste pas aux lois du hasard (loi binomiale, loi de Poisson) : les observations montrent un excès des classes contenant peu de malades, et de celles contenant beaucoup de malades (Tableau 2, histogrammes A, B, C, D, E).

B) *Etat endémique de la Flavescence dorée.*

Quelle peut être dans un vignoble la répartition des pieds présentant des symptômes de maladie quelques années après le passage de l'épidémie ?

L'étude de l'évolution de la maladie dans le temps montre que les notes de gravité des rechutes de maladie sont chaque année indépendantes de celles qui ont précédé.

Les symptômes de maladie devraient donc se répartir au hasard dans un vignoble entièrement atteint depuis longtemps.

L'étude statistique semble confirmer cette présomption. L'histogramme F du tableau 2 montre que les parties de vignobles les plus anciennement atteintes en Armagnac donnent des distributions qui s'ajustent parfaitement aux lois du hasard.

Dans ces conditions, l'état endémique de la maladie va pouvoir se déterminer par quatre caractéristiques :

— état peu grave de la maladie (rechutes) ;
— pas d'épidémie récente (sur vignes âgées en particulier) ;
— maladie connue depuis longtemps ;
— répartition au hasard des ceps malades dans le vignoble.

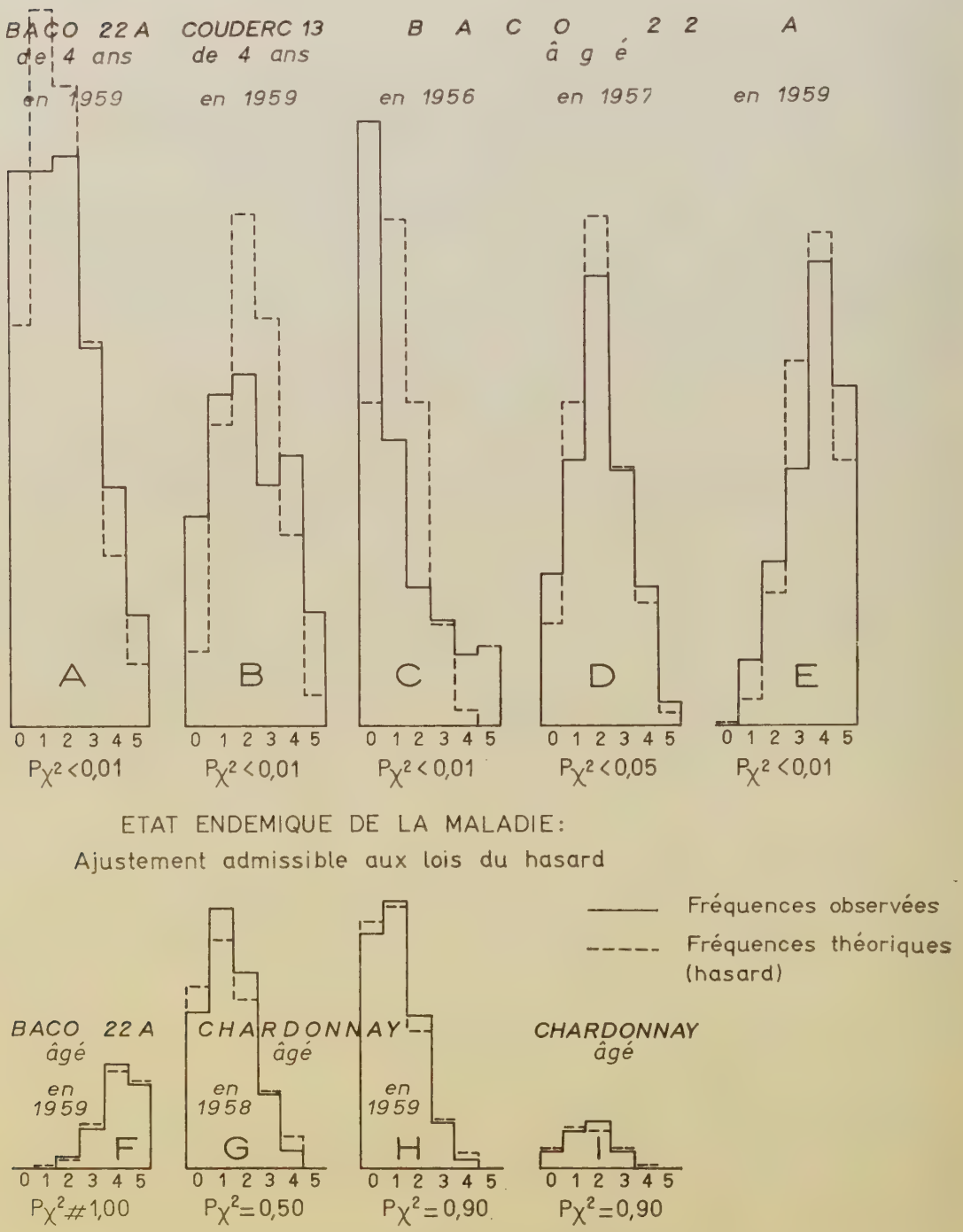


TABLEAU 2. — *Etat épidémique ou endémique de la* flavescence *dorée.*
Abscisses : Nombre de ceps malades par parcelles de 5 ceps.
Ordonnées : Fréquences.

L'observation et l'enquête peuvent renseigner sur les trois premières conditions. La quatrième nécessite la notation de la maladie dans les vignobles et l'analyse statistique précédente. Celle-ci paraît suffisante ; on peut cependant vérifier, pour plus de précision, si toutes les colonnes de parcelles du plan s'ajustent à la distribution globale observée et de même dans le sens perpendiculaire : il y a alors homogénéité en cas d'endémie, grande hétérogénéité dans le cas de l'épidémie.

On pourra objecter que les très jeunes vignes posent un problème particulier. On peut évidemment assister à une petite épidémie dans la plantation, même si la région est infectée depuis longtemps par la maladie.

C) *Comparaison de la répartition des ceps malades en Armagnac et dans le Centre-Est.*

Comme nous venons de le voir, la Flavescence dorée présente un comportement nettement épidémique en Armagnac et en Chalosse. Seuls les vignobles les plus anciennement atteints peuvent nous donner une idée de l'aspect endémique de cette maladie.

C'est à ceux-ci que l'on peut comparer les vignobles atteints de Bois noir dans le Centre-Est.

On a pu contrôler que dans les notations faites en Bourgogne, l'ajustement aux lois du hasard (loi de Poisson) est tout à fait admissible (tableau 2, histogrammes G, H, I).

Ces considérations rapprochent encore le Bois noir de la Flavescence dorée. Elles impliquent aussi que la maladie du Bois noir du Centre-Est, est plus ancienne que la Flavescence dorée en Armagnac, les autres conditions de l'état endémique étant également vérifiées, comme on le verra au chapitre III.

4° *Echelle de sensibilité des divers cépages.*

Pour bien confirmer l'identité du Bois noir et de la Flavescence dorée, nous aurions voulu comparer l'échelle de sensibilité des cépages à la Flavescence dorée et au Bois noir. Malheureusement un très petit nombre de variétés sont communes aux deux régions.

Notons cependant en Bourgogne-Franche Comté, de grosses différences de sensibilité entre cépages, comme en Armagnac. En se basant sur le témoignage des fonctionnaires responsables, des viticulteurs, et sur des observations personnelles, on peut dire que :

— le *Chardonnay* est le cépage le plus sensible,
— le *Poulsard* peut présenter des symptômes assez graves,
— le *Savagnin*, le *gros Beclan* et le *Pinot rouge* sont peu atteints,
— le *Chasselas* est résistant (comme en Gascogne),
— l'*Aligoté* a un comportement particulier (voir plus bas : région de Beaune).

La maladie du Bois Noir rencontrée en Bourgogne et dans le Jura présente tous les symptômes très caractéristiques de la Flavescence dorée, une évolution dans le temps et dans l'espace analogue et de grosses différences de sensibilité variétale, comme cette dernière en Gascogne. Il s'agit donc vraisemblablement de la même maladie.

Il faut à présent souligner les différences qui permettent de bien distinguer le Bois noir d'autres accidents de la vigne très fréquents dans ces régions du Centre Est de la France.

II. — CARACTÈRES DISTINCTIFS ENTRE LE BOIS NOIR ET D'AUTRES MALADIES DE LA VIGNE.

On rencontre dans les régions viticoles du Centre-Est un certain nombre de symptômes qui gênent peut-être plus que dans le Sud-Ouest une bonne individualisation du Bois noir. Nous allons donc tenter de bien différencier cette maladie des rougeaux et des maladies à virus du type court noué et panachures rencontrées en Bourgogne-Franche Comté.

1° *Bois noir et Rougeaux.*

On trouve fréquemment trois types différents de maladies dans les vignobles du Centre-Est, caractérisées par des ceps à feuilles enroulées et durcies :

— A) Carence en potasse (Gartel 1958 *a* et *b*, Lafon et Couillaud 1953, Wilhelm 1951).

— B) Enroulement (virose connue sous le nom de maladie du Chardonnay en Bourgogne, maladie du Gamay blanc dans le Jura) (Goheen, Harmon, Weinberger 1958 ; Harmon 1945-1956 ; Hauser 1958 ; Olmo, Rizzi 1943 ; Scheu 1939 ; Vuittenez 1958 *a* et *b*).

— C) Bois noirs (Flavescence dorée).

Cette liste n'est pas limitative. Il peut exister d'autres cas d'enroulement du feuillage chez la vigne qui résultent en particulier :

— D) de lésions (dégâts de froid, grosses plaies de taille, mauvaises greffes étranglements) ;

— E) de l'asphyxie radiculaire (Ravaz et Verge 1924).

Ces cinq maladies que nous désignerons par A, B, C, D et E présentent un ensemble de symptômes que Ravaz (1922, 1924, 1925) groupait sous le nom de Rougeau (pour les vignes rouges), et de Flavescence (pour les vignes blanches).

Les symptômes communs sont le durcissement des feuilles avec enroulement vers le dessous, accompagné d'une coloration du limbe en rouge ou jaune suivant les cépages.

Symptômes différenciant le Bois noir de l'ensemble des autres rougeaux.

Il semble que parmi ces cinq rougeaux, seul le Bois noir (Flavescence dorée) présente un ensemble de symptômes tels qu'aucune confusion ne soit possible.

Les maladies désignées ci-dessus par A, B, D et E se distinguent du Bois noir (C) par le fait que leur bois aoûte normalement ou à peu près normalement. Il ne noircit donc pas en hiver.

Leurs symptômes ne sont pas répartis de façon sectoriale sauf évidemment en cas de lésion (D) si celle-ci ne touche qu'une partie du cep.

Contrairement au cas du Bois noir, le grain du raisin noue, grossit parfois peu, mais reste turgescent et ne se ride pas.

Les flavescences ou rougeaux (A, B, D et E) que l'on peut confondre avec le Bois noir ne présentent aucun des quatre types de coloration foliaire (*a*, *b*, *c* et *d*) relevés au chapitre précédent dans la description de la Flavescence dorée. Ils montrent par contre tous des jaunissements (cépages blancs) ou rougissements (cépages rouges)

qui, commençant sur les bords de la feuille, pénètrent entre les nervures principales et finissent par envahir la totalité du limbe, y compris les nervures.

Le rythme particulier de la Flavescence dorée (crise grave suivie d'une régression des symptômes) ne se retrouve pas chez les autres rougeaux : selon VUITTENEZ (1958) la maladie à virus de l'Enroulement (B) maintient ses symptômes d'année en année ; les autres enroulements du feuillage (A, D et E) persistent sur le cep jusqu'à ce que cesse la cause (carence en potasse, asphyxie, lésion).

La répartition des ceps malades peut également être un caractère de détermination. La carence en potasse, l'asphyxie des racines se répartissent en taches denses. L'Enroulement par contre se rencontre fréquemment sur ceps isolés. Quant au Bois noir, sa répartition, on l'a vu, dépend beaucoup de l'ancienneté de la maladie (état endémique ou épidémique).

Toute une étude serait nécessaire pour bien individualiser chacun des rougeaux dont le bois aoûte (A, B, D, E). Nous nous sommes contenté ici de différencier le Bois noir des autres rougeaux considérés globalement.

2° *Bois Noir, Court noué et panachures.*

Nous venons de voir que la maladie du Bois noir était parfois confondue avec la maladie à virus de l'Enroulement. Nous avons aussi remarqué quelques confusions avec les panachures et le Court noué. Ces confusions se justifient parfois.

A) *Bois noir et Court noué.*

Chacune de ces deux maladies est bien caractérisée. On peut cependant rapprocher certains de leurs symptômes :

a) *Défaut des aoûtements.* — Les cas les plus graves de Court noué observés en Armagnac sur hybrides de *Labrusca*, peuvent présenter des aoûtements partiels des bois. Ce caractère a déjà été signalé par BRANAS, BERNON et LEVADOUX (1938). Mais ce défaut d'aoûtement, rare pour le Court noué est très fréquent et très caractéristique pour la Flavescence dorée qui donne en outre au rameau une coloration particulière, variable suivant les cépages.

b) *Entre-nœuds courts et déformations foliaires.* — Nous avons vu que la Flavescence dorée pouvait provoquer la formation d'entre-nœuds courts aux niveaux correspondant aux périodes de sécheresse (fig. 6). Mais contrairement au cas du Court noué, le raccourcissement est progressif et l'on arrive jamais au double nœud ; les fasciations sont inconnues. De même les déformations foliaires se limitent à l'atrophie de certains secteurs (fig. 1). On ne rencontre aucun doublement de nervures, aucune forme en éventail. Les cordons endovasculaires sont eux-mêmes inconnus.

c) *La coulure.* — La coulure et le millerandage (grains petits, mais non ridés) caractéristiques du court noué sont très différents des dessèchements avec rides, décrits plus haut dans le Bois noir.

B) *Bois noir et panachures.*

Les vignes panachées peuvent présenter sur leurs feuilles des symptômes qui sont parfois confondus avec les jaunissements (*b*, *c*, *d*) du chapitre I typiques de la Flavescence dorée, surtout lorsque celle-ci se manifeste sans enroulements et sans durcissement du feuillage.

La confusion est cependant difficile, car les autres caractères sont tout à fait différents ; seuls les symptômes sur feuilles retiendront donc notre attention.

La décoloration des nervures décrite par de nombreux auteurs (Bovey 1958 ; Bruckbauer 1958 ; Gartel 1954 ; Hewitt 1954 ; Vuittenez 1956 ; Wilhelm, sous le nom de panachure se distingue du jaunissement (*c*) des nervures des feuilles atteintes de Flavescence dorée par le fait que dans la panachure la décoloration se présente généralement sous une forme arborescente, atteignant de façon régulière les nervures primaires, secondaires, tertiaires et d'ordre inférieur situées à proximité des côtes principales. Une feuille atteinte de Flavescence dorée au contraire montre le plus souvent une décoloration totale ou par taches de certaines nervures primaires ou secondaires, sans que ce jaunissement se développe en arborescence sur les nervures d'ordre inférieur (fig. 2) : (mosaïque des nervures.)

De même on peut distinguer le jaunissement (*d*) en secteur entre deux nervures de celui de certaines panachures sectoriales, car celles-ci présentent de façon habituelle des secteurs verts foncés, verts clairs et blanchâtres, alors qu'il n'existe pas de secteurs de couleur intermédiaire pour la Flavescence dorée (fig. 3).

Il semble donc aisé de différencier visuellement la Flavescence dorée des autres symptômes de maladies à virus de la vigne, Enroulement, Court noué, panachures diverses. Néanmoins nous avons pu remarquer au passage combien les symptômes de cette maladie s'intègrent dans le cadre de ceux qui caractérisent normalement les viroses.

III. — ÉVOLUTION DU BOIS NOIR DANS DIFFÉRENTES RÉGIONS VITICOLES.

1° *Région de Mâcon.*

Pour autant qu'on puisse le dire il semble que le Bois noir ait fait son apparition dans cette région dans les années 1946-1947. La maladie « à extension rapide », selon les termes de M. Irrmann est apparue sur pieds isolés, puis en taches qui se sont rejointes rapidement. Elle a pris des proportions très inquiétantes dans les années 1948-49-50-51, à Vinzelle, Leynes, Chaintrey, Solutré et Vergisson en particulier. On l'a vue sur de jeunes vignes et en pépinières. Nous avons pu observer dans chacune de ces localités que la maladie, en nette régression depuis cette époque, existait toujours.

2° *Région de Buxy.*

D'après les notes prises par M. Irrmann, et les renseignements obtenus chez les viticulteurs, le Bois noir, bien connu éaglement dans cette région (Montagny-les-Buxy) existe depuis très longtemps. Les vieux connaissent ces symptômes depuis 60 ans. Ils apparaissent sur pieds isolés, au hasard dans le vignoble. Il semble qu'il y ait des années où ils soient un peu plus nombreux, mais on ne peut citer comme à Mâcon, d'années où les vignes en furent envahies.

3° *Région de Beaune.*

La maladie n'a été rencontrée dans la région de Beaune que dans les zones où l'on cultive le *Chardonnay* (Aloxe Corton).

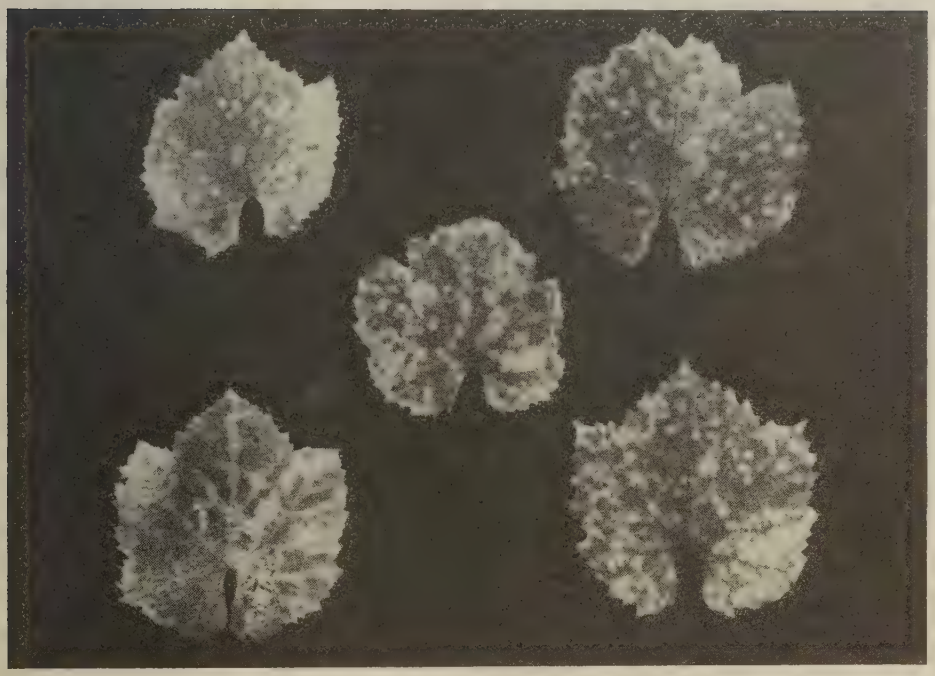


FIG. 7. — *Symptômes observés sur Aligoté (Côte d'Or).*

FIG. 8. — *Symptômes observés sur Aligoté (Côte d'Or).*

Des symptômes très voisins de ceux de la Flavescence dorée ont été découverts sur *Aligoté* (fig. 7 et 8), on y observe les types de jaunissements pathologiques que nous avons désignés plus haut par *a*, *b*, *c*, (dans le chapitre I) Mais le bois aoûte et les grains de raisin restent turgescents. Nous ignorons s'il s'agit de la manifestation

du Bois noir sur ce cépage, qui monterait ainsi un type de résistance que nous n'avions pas encore rencontré. Cette question est donc à suivre.

4° *Vignoble de l'Yonne.*

Dans le vignoble de l'Yonne, on constate la présence assez générale de ce qu'on appelle le « Flu » ou « Noirot » et qui n'est autre que le Bois Noir. Comme dans la région de Buxy, les vieux viticulteurs connaissent ces symptômes depuis longtemps (30 à 40 ans) et ils auraient été plus graves jadis que maintenant. La maladie apparaît à présent surtout sur jeunes vignes de 5 à 7 ans, de façon assez fortuite et peu grave. Nous avons pu observer dans la région de Saint-Bris le Vineux les mêmes symptômes sur *Aligoté* que ceux observés en Côte d'Or.

5° *Vignoble du Jura.*

La maladie du Bois noir existe aussi dans le vignoble du Jura. Elle semble se présenter de façon différente dans la région de Lons-le-Saunier et dans celle d'Arbois.

Dans la première (Grusse, Cesancey, Rotalier, Chille et l'Étoile) la maladie serait apparue vers 1944-1945 surtout sur jeunes plantations. On en signale même des cas en pépinière. Les années où l'on aurait vu le plus de Bois noir se situeraient autour de 1945 (Grusse), 1946 (l'Étoile), 1947. Depuis 1952, on ne voit presque plus rien, même sur les jeunes plantations faites depuis (l'Étoile).

La question qui se pose dans un tel cas est la suivante : l'épidémie de 1946 s'est-elle faite sur de jeunes plantations de bois sains importés dans la région déjà infectée, ou s'est-il agi de l'arrivée primaire de la maladie dans le Jura, comme en Armagnac ?

Pour y répondre, il s'agira de savoir si, dans les années 1944-1947, les plantations âgées ont également présenté à un certain degré l'épidémie de maladie. En bas Armagnac, nous avons pu voir de 1950 à 1959 la maladie se développer dans la plupart des vignobles, même assez âgés, quoique ces derniers soient moins sensibles que les jeunes vignes : la propagation de proche en proche, de vignoble en vignoble de tous âges indique l'apparition primaire de la maladie.

Dans la région d'Arbois, l'apparition du mal semble beaucoup plus récente. Elle était tout à fait inconnue jusqu'à ces dernières années ; apparue vers 1953, 54, elle s'est répandue, et on observe actuellement des symptômes graves que l'on peut comparer aux manifestations de « crise primaire » que nous avons décrites pour l'Armagnac.

En somme la maladie est apparue dans la région d'Arbois alors qu'elle disparaissait dans les environs de Lons-le-Saunier.

6° *Vignoble Champenois.*

Aucun indice ne nous avait permis de penser que la Flavescence dorée pouvait exister en Champagne. Mais l'ayant reconnue dans l'Yonne, nous avons pensé qu'il serait intéressant de visiter les plantations de *Chardonnay* en Champagne. Dans la Marne, nous avons eu beaucoup de mal à découvrir *quatre ceps* qui présentaient les symptômes recherchés. Ces quatre ceps étaient très éloignés les uns des autres, et il est prématuré d'en déduire que le Bois noir existe dans ce département. Les vieux viticulteurs ne connaissent pas cette maladie.

Dans l'Aube au Contraire, plus voisin de Chablis, le Bois noir se rencontre régulièrement dans les plantations de *Chardonnay*.

En résumé, il semble que l'on puisse déceler des différences dans l'histoire de la maladie du Bois noir suivant les zones viticoles visitées :

A) Dans les régions de Montagny-les-Buxy et de Chablis, la maladie paraît très ancienne.

A aucun moment de mémoire d'homme, il n'y aurait eu là de généralisation de cette maladie, qui apparaît sur pieds isolés de façon assez fortuite et sur un nombre de ceps peu variable suivant les années. Elle semble ici endémique.

B) L'apparition de la maladie semble plus récente dans les régions de Mâcon (1946), de Lons-le-Saunier (1944) et d'Arbois (1953).

Elle a présenté dans ces trois zones, une extension plus ou moins rapide avec symptômes assez graves et il semble qu'elle ait été épidémique dans un passé récent à Lons-le-Saunier et Mâcon, et quelle le soit encore à Arbois.

C) Dans la Marne, cette maladie est encore pratiquement inconnue.

VI. — PREMIÈRES CONTRIBUTIONS DE CES OBSERVATIONS AUX RECHERCHES SUR LA FLAVESCENCE DORÉE.

L'ensemble de ces premières observations faites sur la Flavescence dorée en Bourgogne et dans le Jura permet d'une part d'étayer nos résultats sur la recherche des causes de cette maladie, d'autre part de prévoir l'évolution dans le temps à lointaine échéance.

1° *Contributions de ces observations à l'étude des causes de la maladie.*

Branas (1956 *a* et *b*, 1957) qui avait connaissance en 1956 de l'existence de la Flavescence dorée en Armagnac et dans le Centre-Est, avait expliqué les « épidémies » observées par la succession :

— d'années sèches (1942 à 1949) qui auraient provoqué l'entrée en profondeur des racines de vigne,

— d'années humides (1950 à 1952) qui, inondant les parties profondes du sol, auraient provoqué l'asphyxie de ces racines.

Cette succession d'années aurait été selon ses données à peu près identique à Mont-de-Marsan et à Mâcon.

Certaines raisons nous ont amené à considérer que cette explication n'était pas satisfaisante (Caudwell 1957, 1958). On peut ajouter qu'une telle cause impliquerait l'apparition simultanée de la maladie dans toutes les zones où ces conditions climatiques ont sévi. Or, nous avons observé en Armagnac une apparition de la maladie en zones concentriques, atteintes successivement :

— 1949 : Mauléon, Caupenne,

— 1952 : Eauze, Nogaro,

— 1953 : Gondrin, Sabazan, Ramouzens,

— 1957 : Larroque sur Losse, Beraut, Plaisance du Gers, Ordan Larroque,

— 1959 : Montcrabeau (Lot-et-Garonne), Madiran (Hautes-Pyrénées).

La progression d'année en année ne fut ralentie ni en année sèche, ni en année humide.

Les observations faites dans le Centre-Est nous apportent un complément d'information.

En effet, dans les zones où la Flavescence dorée semble endémique (Montagny-les-Buxy, Chablis) on la considère comme indépendante des conditions climatiques, sa manifestation variant peu suivant les années.

Dans la région de Lons-le-Saunier, où la maladie s'était manifestée de 1944 à 1949, elle est considérée comme due aux années sèches. Mais la sécheresse de 1959 est venue contredire cette opinion, car on a vu peu de Bois noir cette année dans cette zone.

Dans la région de Mâcon, on dit que c'est la maladie des années humides (1950-51).

A Arbois, les années pluvieuses 1950-1951-1952 n'ont pas déclenché d'épidémie. Celle-ci est venue bien plus tard, et beaucoup de symptômes sont apparus en 1959, année sèche.

On pourrait multiplier ces considérations.

Il est intéressant de signaler que la maladie du Bois noir se rencontre dans le Centre-Est comme en Gascogne, surtout sur jeunes vignes, et même en pépinières. Ces plantes jeunes sont les plus sensibles et n'ont évidemment pas pu subir de « cycles » d'années sèches et humides.

Complétant les études précédentes de Hénin et Fédoroff : (Rapports non publiés sur les sols d'Armagnac) et les nôtres (Caudwell 1957) ces observations permettent de dire que l'humidité du sol n'est pas la cause de la maladie, ni même un facteur pouvant favoriser sa manifestation. Il nous faut donc nettement distinguer les rougeaux ou flavescences provoquées par des asphyxies radiculaires (observables à Ambarès (Gironde) dans des vignobles inondés pour lutter contre le Phylloxéra), de la Flavescence dorée, dont nous avons obtenu la transmission par greffage (virus).

2° *Evolution de la maladie à lointaine échéance*

Nous avons décrit, au chapitre I, paragraphe 2, l'évolution de la maladie sur un cep donné en Armagnac. Nos notations les plus anciennes dans cette région datent de 1955. Des observations peuvent cependant se faire sur des vignes malades depuis 1949, 1950, années d'apparition de la Flavescence dorée dans cette zone. Nous avons constaté que les vignes les plus anciennement malades ne présentent plus beaucoup de symptômes. A-t-on le droit de dire que cet état est stable ?

Ceci paraît délicat, d'autant plus que nous connaissons une autre maladie à virus de la Vigne, la maladie de Pierce (Hewitt 1953), qui reprend de la gravité après plusieurs décennies. Le but essentiel de nos voyages en Bourgogne-Franche-Comté était de tenter de répondre à cette question en observant des vignes malades depuis plus longtemps que celles de Gascogne. Les observations dans les régions de Montagny-les-Buxy, Chablis, qui semblent les plus anciennement atteintes montrent que cet état semble relativement stable en Bourgogne depuis une cinquantaine d'années au moins.

V. — DISCUSSION SUR LES MÉTHODES DE LUTTE.

Après avoir vu que la maladie du Bois noir est bien la Flavescence dorée et que les observations faites jusqu'à présent dans le Centre-Est confirment bien ce que nous savons des causes de cette maladie, il nous faut discuter les méthodes de lutte.

1° *Sélection sanitaire.*

Lorsqu'on parle de maladie à virus pour des plantes pérennes (arbres fruitiers, vigne), on pense naturellement à entreprendre une sélection sanitaire.

Nous ne nous sommes pas orientés dans cette voie en Gascogne car l'infection naturelle est beaucoup trop rapide. L'observation montre que dans cette région, toute vigne saine est appelée à être infectée tôt ou tard, progressivement ou brutalement, selon certains « caprices » naturels qui peuvent être des essaimages des insectes vecteurs. Aussi longtemps qu'une méthode efficace de lutte contre le ou les vecteurs ne sera pas mise au point, toute sélection sanitaire restera illusoire.

Cette doctrine est-elle valable pour le Centre-Est? Cela dépend ici également de l'insecte vecteur. Il semble que la maladie puisse y être épidémique comme en Gascogne (Mâcon, Jura), mais des notations de vignobles, dans ces dernières régions sont à poursuivre ou à entreprendre afin de préciser l'évolution de la maladie dans l'espace, au moins à l'échelle du vignoble.

La sélection sanitaire s'imposerait en tous cas dans les régions qui ne semblent pas encore atteintes (Marne). Mais elle pose des problèmes d'indexage encore insolubles, car le cépage le plus sensible (*Baco 22 A*) ne manifeste des symptômes de maladie que dans 22 p. 100 des cas, lorsqu'il est inoculé par greffage, ce qui est insuffisant pour un travail en grand.

2° « *Guérison* » *apparente naturelle.*

Connaissant le rythme de la maladie : crise, guérison apparente (avec rechutes peu graves en moyenne), nous pensons, à la vue de certains essais et vignobles, qu'il est possible même sur cépages sensibles, d'espérer une guérison apparente et naturelle des vignobles atteints, moyennant une perte globale de récolte qui équivaut en Gascogne, à celle de trois à quatre années (crise et rechutes). La perte est donc très grave, mais le vignoble doit, s'il est bien soigné, revenir lui-même en production, avant une jeune plantation qui serait destinée à le remplacer.

Les observations recueillies dans le Centre-Est montrent que l'on peut là aussi compter sur ce rétablissement naturel (région de Mâcon, de Lons-le-Saunier), il n'en est pas moins vrai que la perte des années de maladie est très sensible et que les symptômes ne disparaissent jamais tout à fait.

Nous avons soulevé au chapitre III, à propos du Jura, la question des nouvelles plantations. Faut-il les réaliser avec des bois sains ou avec des bois malades en état de guérison clinique? Pour les régions non encore atteintes par la maladie, l'emploi des bois malades serait très dangereux, car la présence d'un vecteur est toujours possible. Dans les régions déjà très atteintes par le mal, le problème se pose réellement. Nous avons entrepris des essais en Armagnac pour répondre à cette question ; peut-être faudrait-il les étendre à d'autres régions atteintes, à condition

de faire l'essai dans chacune d'elles avec les bois qui en proviennent. Il est en effet un conseil prudent que l'on peut donner dès maintenant : réduire au maximum les importations de bois venant d'autres régions. Ainsi les régions « malades » n'exporteront pas la maladie et n'importeront pas de bois sains susceptibles d'être fortement attaqués ; les régions « saines » seront protégées au maximum.

3° *Cépages résistants.*

Si l'on peut espérer, questions législatives mises à part, remplacer les cépages sensibles du Gers par d'autres plus résistants, cette solution paraît difficile dans les régions comme la Bourgogne où la valeur d'un vin est basée sur le cépage. Ce serait la méthode qui offrirait le plus de sécurité ; elle ne semble cependant pas s'imposer en Bourgogne-Franche-Comté pour le *Chardonnay* qui paraît moins sensible que le *Baco 22 A.*

CONCLUSIONS

L'ensemble des observations que nous avons faites ou recueillies en Bourgogne et dans le Jura montrent que la Flavescence dorée de Gascogne et le Bois noir ou « Flu » du Centre-Est sont, selon toute vraisemblance, la même maladie. Ceci nous amène à ne plus considérer la Flavescence dorée comme « nouvelle maladie grave de la vigne », mais comme une maladie qui semble ancienne dans certaines régions (Buxy, Chablis), plus récente dans d'autres (Jura, Armagnac, Chalosse). Le problème de la protection phyto-sanitaire paraît irréalisable dans ces conditions ; en effet des zones très vastes englobant peut-être des régions à cépages résistants où la maladie n'est pas visible, sont dès maintenant atteintes. De plus les bois infectieux ne présentent souvent aucun symptôme, et les pourcentages de transmission (22 p. 100) ne permettent pas un indexage correct. Le problème de la protection phytosanitaire se poserait à nouveau si nous avions affaire en Armagnac à une souche nouvelle plus virulente du virus, mais ceci exigerait la mise au point de techniques de détection plus pratiques.

Sur le plan de l'avenir des plantations malades de Gascogne, les vignobles du Centre-Est nous montrent que la guérison apparente étudiée en Armagnac paraît assez stable, bien que des rechutes soient toujours visibles, même après plusieurs décennies de maladie ; mais il ne semble pas qu'il puisse réapparaître de nouvelles épidémies de crises graves.

Enfin, nous avons été amenés à comparer le mode d'extension de la maladie en Bourgogne-Franche-Comté et en Gascogne et nous espérons qu'une étude en collaboration avec notre collègue zoologiste Schvester nous apportera d'utiles renseignements sur les vecteurs.

Nous trouvant devant un problème qui concerne de façon cruciale une région de France, la Gascogne, il a paru utile de compléter nos informations locales par l'examen d'autres vignobles atteints du même mal à un degré peut-être moindre.

Si les résultats de nos premières observations ne constituent qu'un dégrossissage du problème, destiné surtout à vérifier des hypothèses de travail, et à orienter les observations dans les diverses régions viticoles, nous pensons cependant que les

contacts pris vont nous permettre de nous pencher tous, en Gascogne, en Bourgogne, en Champagne, et dans le Jura, sur un mal bien défini, dont nous pourrons nous entretenir, sachant de quoi nous parlons.

***

Il nous reste à remercier très vivement les fonctionnaires qui nous ont reçu dans leur région, M. SOULIER, Inspecteur de la protection des Végétaux, M. M. PIGNAL, GAGNEPAIN et TISSOT, Ingénieurs de la protection des Végétaux, M. IRRMANN de la Direction des Services agricoles de Saône-et-Loire qui a recueilli par écrit ses observations sur cette maladie depuis dix ans, M. CHEMORIN, directeur des Services agricoles du Jura, et M. GANDELIN, ainsi que M. DÉROT, conseiller de la profession dans l'Yonne, MM. MALBRUNOT et MAURY de la station du CIVC, et les nombreux viticulteurs qui nous ont guidé dans cette étude.

Reçu pour publication en février 1960

SUMMARY

A vine disease called « black wood », wide spread in Burgondy, Jura and Aube was identified as beeing the « Flavescence dorée », a virus disease already described in Armagnac. It appears in a endemic way, wich is quite different from the epidemic aspect observed in the South-West of France.

The symptoms of this disease are compared to those of « rougeaux, flavescences » and of the others vine virus diseases.

Some new facts about the etiology of « Flavescence dorée » are given and control measures are discussed.

ZUSAMMENFASSUNG

Eine « Schwarzes Holz » genannte, in den Franzosischen Gebieten Burgund, Jura und Aube sehr verbreitete Rebenkrankheit würde als dieselbe wie die schon im Armagnac Bezirke beschriebene « Goldene Vergilbung » anerkant : Sie Kommt dort als eine endemische Krankheit vor, im gegensatz zu dem seuchenartigen Verhalten, das in Sudwestfrankreich beobachtet würde.

Ihre Erscheinúngen wurden mit denen der « Rougeaux » und « Flavescences » (Verrötungen und Vergilbungen) verglichen, sowie mit den anderen Rebenvirosen. Einige neue angaben bezuglich der Aetiologie der Goldenen Vergilbung sind zúr Kenntniss gekommen und die Bekämpfungsmittel diskutiert.

RÊFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

(1) BRANAS J., BERNON G., LEVADOUX L., 1938. Les maladies de dégénérescence de la vigne. *Actes Congr. vitic. Mâcon.*
(2) BRANAS J., 1956. La « maladie » du 22 A. *Progr. Agric. Vitic.*, 289-297.
(3) BRANAS J., 1956. La « maladie du Chardonnay » et les épidémies de flavescence. *Progr. Agric. Vitic.*, 319-325.
(4) BRANAS J., 1957. Le dépérissement du Baco 22 A dans le Gers. *Progr. Agric. Vitic.*, 238-243.
(5) BRANAS J., 1958. La flavescence, l'enroulement et le détraquement de la Pauline. *Progr. Agric. Vitic.*, **15** 51-57.
(6) BOVEY R., 1958. État actuel des connaissances sur les maladies à virus de la vigne. *Vitis*, **1**.
(7) BRUCKBAUER H., 1958. Symptomatologische Beschreibung der virus Krankheiten und der virusverdächtigen Erscheinungen an Reben. *Wein u Keller*, **5** 9.
(8) CAUDWELL A., 1956. Recherches et observations sur la maladie du Baco 22 A en 1955-56. *Réveil Landais*, n° 107.

(9) Caudwell A., Ottenwaelter M., 1957. Deux années d'études sur la Flavescence dorée nouvelle maladie grave de la vigne. *Ann. Amélior. Plantes*, **4** 359-393.
(10) Caudwell A., 1958. État actuel des recherches sur la Flavescence dorée. *Vignes et Vins*, nº 73, 19-21.
(11) Caudwell A., 1959. La Flavescence dorée — quelques aperçus sur les recherches poursuivies en 1958. *Vignes et Vins*, nº 78, 2-4.
(12) Gallay R., Wurgler W., Bovey R., Staehelin M., Leyvraz H., 1955. La dégénérescence infectieuse de la vigne. *Viticult. Nouv.*, **88**
(13) Gartel W., 1954. Panaschüren bei Reben. *Wein u Keller*, **1** 137-145.
(14) Gartel W., 1958*a*. Untersuchungen über das Auftreten Kalimangel in Amerikaner Schnittgärten. *Wein. u Keller*, **5** 267-287.
(15) Gartel W., 1958*b*. Kalimangel bei Reben. *Deutsch. W. Kalender*, **9** 67-73.
(16) Gartel W., 1959. Die « Flavescence dorée » oder « Maladie du Baco 22 A » (Bericht über eine Studienreise nach Frankreich 10-30 August 1958). *Wein u Keller*, **8** 295-311.
(17) Goheen A. C., Harmon F. N., Weinberger J. H., 1958. Leafroll (White Emperor disease) of grapes in California. *Phytopathology*, **48** 51-54.
(18) Harmon F. N., Elmer Snyder., 1945. Investigations on the occurence transmission spread and effect of « White » fruit color in the Emperor grape. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **47** 190.
(19) Harmon F. N., 1956. White Emperor Virus in Cardinal and Red Malaga grapes. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **67**
(20) Hauser K., 1958. Die Rollkrankheit. *D. D. Weinb.*
(21) Hewitt Wm. B., Frazier N. W., Jacob M. E., Freitag J. H. Pierce's disease of grapevines. *Univ. Calif. Agric. Exp. Stn, Circ.*, 353.
(22) Hewitt Wm. B., 1953. Virus diseases of grapevines. *Plant diseases, Yearbook of Agriculture*, 744-753.
(23) Hewitt Wm. B., 1954. Some virus and virus like diseases of grapevines. *Bull. Départ. Agric., State Calif.*, **43** 47-64.
(24) Lafon J., Couillaud P., 1953. Essais d'alimentation foliaire de la vigne (cas de la potasse). *C. R. Acad. Agr. Fr.*, 25 nov.
(25) Lafon J., Couillaud P., Rougeot- Flavescence *Maladies et parasites de la vigne. R. Hude Baillère et fils, Paris.*
(26) Levadoux L., 1955. L'état sanitaire et la sélection du Baco 22 A. *Agriculture*, 172, 257-259.
(27) Olmo H. P., Rizzi A. D., 1943. Selection for fruit color in the Emperor Grape. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **42** 395-400.
(28) Ravaz L., 1922. Le Rougeot. *Progr. Agric. Vitic.*, **39** 81.
(29) Ravaz L., Verge G., 1924. Le Rougeau de la vigne. *Progr. Agric. Vitic.*, **81** 11-17, 35-38, 36-89, 110-113, 135-141.
(30) Ravaz L., 1925. Flavescence et Rougeau. *Progr. Agric. Vitic.*, **48** 461-463.
(31) Scheu G., 1939. *Mein Winzerbuch. D. Meininger Neustadt.*
(32) Vuittenez A., 1956. Variation des symptômes de la dégénérescence infectieuse de la vigne. Interprétation d'expériences de transmission de la maladie par greffage. *C. R. Acad. Sci.*, 243-515.
(33) Vuittenez A., 1958*a*. Transmission par greffage d'une virose du type « Enroulement foliaire » commune dans les vignobles de l'Est et du Centre-Est. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, **19**
(34) Vuittenez A., 1958*b*. Acquisitions récentes dans le domaine des viroses de la vigne. *Vignes et Vins*, **73** 11-17.
(35) Wilhelm A. F., 1951. Zur Kenntis von Kalimangelerscheinungen bei der Weinrebe Vitis vinifera L. *Phytopathol. Z.*, **17** 240-265.
(36) Wilhelm A. F. Panaschüre, eine VirusKrankheit im Weinbau. *Dtsch. Weinb*, **1** 8-10.

Ann. Épiphyties, 1961, **12** (3), 263-291.

SUR LES MYCELIOPHTHORA DU CHAMPIGNON DE COUCHE (*PSALLIOTA HORTENSIS* COOKE)

C. ALLARD

Station centrale de Pathologie végétale,
Centre national de Recherches agronomiques, Versailles.

SOMMAIRE

Quatre types de *Myceliophthora* ont été différenciés, tant par leurs aspects macroscopiques dans les composts, que par leur morphologie et leurs propriétés physiologiques *in vitro*.

Ces champignons présentent *in vitro* une certaine activité sur le mycélium de Champignon de couche, mais sans sécrétion de substances antifongiques.

Cependant, dans les affections connues sous le nom de « Confetti », il s'agirait plutôt d'un commensalisme ; d'autres facteurs mal précisés semblent à l'origine des baisses de rendement. Plusieurs hypothèses de travail sont exposées. Les méthodes de lutte sont empiriques.

INTRODUCTION

C'est en 1955 que nous avons été chargé d'étudier les origines des baisses de rendement des champignonnières attribuées par les producteurs au « confetti », ce terme désignant pour eux, à la fois la maladie et l'organisme causal.

Ce travail a été effectué en liaison avec la Fédération des Syndicats de Cultivateurs de Champignons et son Comité Technique et le concours indispensable de nombreux champignonnistes.

Nous avons effectué des visites dans les caves habituellement touchées de l'Anjou et de la Touraine, ainsi que dans des exploitations de la région parisienne où des cas suspects avaient été signalés. Des expérimentations sur fumier ont été réalisées à la cave du Centre technique de la Fédération, ainsi que chez Monsieur LEROY à Dampierre/Loire.

Nous nous sommes proposés :

1° de décrire les symptômes permettant de reconnaître l'affection ;

2° de dégager les conditions agronomiques de son apparition, en comparant nos constatations avec celles des producteurs ;

3° d'isoler le ou les organismes responsables et de mettre en évidence leurs caractères systématiques et biologiques ;

4° d'expliquer leurs relations éventuelles *in vitro* avec le mycélium du champignon cultivé ;

5° de tenter de reproduire l'affection pour préciser les conditions de son développement.

I. — HISTORIQUE

Le Confetti est attribué en général au *Myceliophthora lutea* Cost. et Matr., nous verrons plus loin pourquoi.

Nous rappelons donc les résultats obtenus par Costantin et Matruchot sur le Vert-de-Gris du Champignon de couche, la façon dont les auteurs les interprètent, ainsi que l'importance qu'ils donnent au *M. lutea*.

Il nous a paru indispensable de revenir sur la description du *Myceliophthora lutea* par Costantin et Matruchot, en raison de la confusion qui règne à notre avis, à ce sujet. Pour cela nous reproduisons les schémas qui illustrent le texte original (Planche 1).

Nous sommes tenus de supposer que l'échelle est la même pour toutes les figures, et que les dimensions des spores sont celles qui sont mentionnées dans la diagnose latine, c'est-à-dire 3 — 4μ × 2μ, mais cela constitue tout de même une imprécision, surtout en ce qui concerne la dimension des chlamydospores (Pl. 1, 7, 8).

1° Nous rappelons que les auteurs observent parmi les cordons mycéliens du Champignon, de petits glomérules, d'à peine un millimètre, en général bien distincts, floconneux, sans contours définis, irréguliers, blancs au début. puis jaunes vif franc. Le nom de Vert-de-Gris provient de l'odeur légèrement âcre du fumier atteint.

2° Le champignon présente toujours à peu près le même aspect microscopique, qu'il provienne des meules ou d'une culture sur compost stérilisé. C'est un champignon au mycélium incolore, grêle (1 à 2 μ d'épaisseur), sur lequel se dressent de courts pédicelles, simples d'abord, terminés par des spores ovoïdes de 3 — 4 μ × 2 μ, en général disposées par deux l'une derrière l'autre, puis ramifiés un petit nombre de fois, ce qui produit un petit bouquet sporifère. Dans certains cas, c'est la première spore elle-même du chapelet qui donne naissance aux branches latérales, la disposition ainsi obtenue, qui n'est pas rare, est même un caractère assez précis (Pl. 1, 4, 5). Il arrive que deux spores apparaissent côte à côte aux extrémités.

A ce type de fructification, correspond la diagnose du genre *Myceliophthora* : « *Hyphae steriles repentes, sursum ramulos conidiophores simplices vel ramulosos apice saepe inflatulos gerentes. Conidia solitaria acrogena.* »

L'espèce *lutea* est définie très sommairement : « *Hab. in mycelio, quod destruit, Agarici campestris, Parisiis Galliae ubi Vert-de-Gris vulgo audit. Fungillus filamentosus, lutescens, conidia ovoidea,* 3 — 4μ × 2μ *copiosissima, lutea.* » Cette diagnose est publiée en 1892. Dans une seconde publication (1894), il sera question de chlamydospores. Les auteurs écrivent : « A un âge plus avancé de la culture, on voit se former un nouvel organe reproducteur, la chlamydospore. Ces formations d'abord éparses çà et là, deviennent de plus en plus nombreuses quand la culture vieillit et s'altère. Souvent même toute une grande longueur est transformée en un chapelet de chlamydospores. » Il n'est pas précisé si le caractère a été observé dans le fumier ou en culture pure, ou dans les deux à la fois, ce qui est d'une grande importance quand on veut isoler ce champignon. Notons que le champignon ne présentait pas exactement les mêmes caractères dans les fumiers et en culture pure : « à peu près les mêmes caractères ».

Costantin et Matruchot ont réalisé des cultures en partant de blanc de relève, c'est-à-dire du mycelium prélevé dans une meule, contaminé par le *Myceliophthora*. iIs ont obtenu un rendement en carpophores inférieur des 2/3 à celui d'un témoin sain et en concluent qu'il s'agit d'un cas de parasitisme vrai. Nous dirions maintenant d'un cas d'antagonisme. Les auteurs n'ont pas précisé le déterminisme, mais ont montré que des blancs contaminés ne fournissaient que des rendements médiocres.

Depuis cette publication, plusieurs auteurs ont signalé la présence du *Myceliophthora lutea* dans les cultures d'Italie, du Danemark, d'Allemagne, mais sans insister sur les conditions de son développement. Aux Etats-Unis, Manns (1947) et Kligman (1950) ont rapporté à *Myceliophthora lutea* une maladie connue sous le nom de « mat-disease », où les amas mycéliens forment sous le gobetage une surface presque continue. Elle est connue sous ce nom en Angleterre et au Danemark, et d'après des photographies, il semble qu'on soit en présence d'un aspect très comparable à ce que nous définirons plus loin sous le nom de « confetti », avec des caractères quelque peu modifiés dûs à des conditions différentes, particulièrement en ce qui concerne les composts, leur disposition, et surtout la nature des terres de gobetage.

Miss Gandy (1955) a observé plusieurs types de fructifications qu'elle rapproche de celles décrites ci-dessus, mais elle a rencontré de grandes difficultés à les identifier à *M. lutea* et pense qu'ils s'agit de champignons différents qu'elle désigne sous le nom global de « Yellow moulds », terme généralement usité.

Enfin, Atkins (1958) décrit quelques expériences réalisées en vue de démontrer que la contamination des composts par les « moisissures jaunes » se réalise par voie aérienne après le montage en maison.

Il nous parut évident que les champignonnistes français distinguent deux types de faciès, dont l'un, le Vert-de-Gris a été décrit par Costantin et Matruchot à la fin du siècle dernier, alors que les auteurs anglo-saxons assimilent à ce Vert-de-Gris, Mat-disease et Confetti. Nous avons vu que Miss Gandy soupçonne l'existence de champignons différents.

Edwards et Miss Gandy (1955) ont demandé que le terme de Vert-de-Gris ne soit appliqué que là où le champignon *M. lutea* a pu être déterminé microscopiquement. Nous avons vu les difficultés que l'auteur a rencontré dans cette détermination.

Nous nous proposons donc d'exposer les différences, évidentes à notre sens, entre les deux types d'affection du mycélium de Champignon, différences vérifiées par les propriétés particulières des organismes que nous en avons isolés par la suite.

II. — DESCRIPTION COMPARATIVE ET SYMPTOMES DES DIVERSES AFFECTIONS

Le vert-de-gris

S'il arrive aux champignonnistes français de nommer Vert-de-Gris, des champignons aux spores vertes, comme *Trichoderma lignorum* (Pers.) Tode, qu'on peut rencontrer sur le mycélium qui prolifère sur la terre de gobetage, ils connaissent tous comme Vert-de-Gris, une affection des composts montés en meules, et dont l'aspect correspond très exactement à ce qui était défini par Costantin et Matruchot.

Nous en avons observé de nombreux échantillons. On peut distinguer à l'œil nu des formations de plusieurs dixièmes de millimètres appliquées aux hyphes du Champignon. A côté de jeunes ascocarpes d'Aspergillus, tout de même assez rares, on observe, souvent exclusivement, le thalle d'une Mucédinée au mycélium jaune pâle, qui répond parfaitement à la diagnose de *Myceliophthora lutea*, et aux schémas des auteurs, si l'on met à part ceux correspondant aux chlamydospores. Sur ce mycélium très peu abondant, croissent des conidiophores dichotomes qui produisent des conidies jaunes, d'autre part très facilement colorables par le bleu coton, de 4 $\times 2\mu$ à maturité. Son aspect correspond parfaitement au champignon Ym3 de Miss GANDY qui ne possède pas non plus de chlamydospores.

Nous n'avons jamais constaté que les hyphes de *M. lutea*, pénètrent dans ceux du Champignon bien que les amas sporifères y soient étroitement appliqués en toutes circonstances. A ce niveau on voit les hyphes de la Psalliote se fragmenter, pendant que les articles prennent une coloration jaune d'or uniforme et perdent leur affinité pour le bleu coton ; leur lyse survient ensuite, sous l'influence de zooglées bactériennes. Nous avons observé que cette lyse peut accompagner très exactement la progression des glomérules de *Myceliophthora* dans une zone déterminée du compost.

Ce champignon ne s'observe pas dans le cas de composts traités suivant la technique de fermentation dirigée appelée improprement pasteurisation.

LE CONFETTI :

C'est vraisemblablement vers les années 1920, au dire des praticiens, qu'apparut en France une maladie des champignonnières qu'on prit l'habitude de nommer « confetti », en raison de l'aspect lenticulaire de masses pulvérulentes et ocre clair, qui se formaient dans la masse plus sombre des meules, accompagnant un raccourcissement en général important de la période de production.

Elle ne sévissait d'abord de façon endémique qu'en Touraine et Anjou. Mais, nous l'avons observée aussi dans la région parisienne à diverses reprises entre 1955 et 1958 ; il s'y présentait aussi à cette époque des cas douteux de stérilité. En 1959 elle s'est répandue dans la région située au NW de Paris. A notre connaissance, elle n'a jamais été signalée dans le Bordelais et les Charentes.

Dans les régions atteintes, son importance est très variable suivant des périodes qu'on ne peut relier à un facteur précis. Dans une même cave, elle apparaît et disparaît parfois aussi soudainement.

Lorsqu'elle se produit dans la région parisienne, il ne s'agit jamais de variétés commerciales de la forme brune de *Psalliota hortensis*. Quoique celle-ci puisse aussi conduire à déboires, elle a supplanté dans beaucoup de caves d'Anjou où le Confetti était particulièrement fréquent vers les années 1954, les formes à chapeau plus clair, dites blanches ou crèmes. Dans ces caves les possibilités de rendement des variétés claires paraissent diminuées.

La maladie s'annonce par une interruption plus ou moins précoce de la production des carpophores. Souvent la première sortie massive et généralisée de champignons, qu'on nomme première volée, est satisfaisante, mais la deuxième qui fournit la part la plus importante de la production, manque presque totalement. Dans les cas extrêmes, il ne vient que les premiers champignons, 30 ou 40 jours après le lar-

dage, et la première volée manque. De nombreux jeunes carpophores se déssèchent sur la terre, par suite de l'interruption des filaments mycéliens nourriciers.

Si on ouvre les meules dès les premières manifestations, observations réalisées en particulier à Vernantes (M.-et-L.), en avril 1955, à Loches (I.-et-L.), en mai 1956, à Houilles (S.-et-O.) en décembre 1957, on peut prélever juste sous la terre de gobetage, des flocons disséminés, de la taille du centimètre.

Il s'agit d'un lacis assez dense de mycélium de Champignon de couche, très colorable, reconnaissable aisément dans les cas contraires, en particulier s'il s'agit de fragments dépérissants, à la présence de ses baguettes d'oxalate. Mêlés à ces hyphes à articles vésiculeux, s'enchevêtrent des filaments très fins, réguliers, peu colorables dont le cytoplasme se condense en certains points en chlamydospores arrondies, lisses. Des amas serrés de ces spores, brunes à jaune d'or, peuvent atteindre quelques dixièmes de millimètres. Si le prélèvement est fait un peu plus tard, seuls vont persister les amas de spores. Nous n'avons pas constaté de pénétration des articles de Champignon par les hyphes jaunâtres.

Cette sorte de pelotonnement du mycélium de Psalliote sur lui-même en des points très précis, bien distincts, semble résulter d'une réaction végétative à un obs tacle, qui pourrait être la présence de ce mycélium très fin porteur de chlamydospores. A un stade plus avancé, la lyse des hyphes de Psalliote entraîne l'applatissement de l'ensemble sur les pailles, en une lentille blanchâtre de quelques millimètres à un ou deux centimètres au maximum, faite de l'accumulation autour de fragments de Psalliote encore vivants, d'une multitude de spores sphériques et de baguettes d'oxalate, témoins des hyphes disparus. Au fur à mesure de la maturation des spores, la pastille devient franchement ocre, avec la disparition des derniers hyphes blancs, et cela en commençant par le centre. L'évolution des lentilles est toujours plus avancée directement sous le gobetage, et il semble que leur évolution débute avec l'installation de la Psalliote dans le compost.

A maturité, l'aspect des spores est le suivant : l'épispore est brune, avec ou non de très fines aspérités ; le contenu protoplasmique granuleux comporte des enclaves lipidiques jaunes pâle ; aux deux pôles on voit souvent des débris colorables ou non d'un mycélium vidé de son contenu. On peut les observer par chapelets de 4 ou 5, le plus souvent 3. La dimension de ces spores varie peu avec l'échantillon et correspond à celles que Miss GANDY a observées elle-même dans des échantillons provenant de France. Voici quelques exemples :

Blou (M & L) Eév. 1954	moyenne	5,9μ	(4,6μ — 7,7μ)
Loerre (M & L) Fév 1957	moyenne	6,5μ	(5,8μ — 7,1μ)
Clichy-sous-Bois (S & O) Fév. 1958	moyenne	6,2μ	(4,5μ — 7,7μ)

Il se produit un déversement du protoplasme des articles adjacents dans un article préexistant. Ces spores sont donc des chlamydospores, et elles se colorent par la méthode de Kufferath à la fuchsine de Ziehl, coloration que LANGERON et VAN-BREUSEGHEM (1952) considèrent comme caractéristique des chlamydospores. La plupart sont intercalaires, cependant dans les formations jeunes elles sont portées à l'extrémité de rameaux non différenciés. L'ensemble de ces caractères macroscopiques et microscopiques nous paraît suffisamment évident, pour nous permettre de considérer qu'ils n'auraient pas échappé à COSTANTIN et MATRUCHOT, s'ils les avaient rencontrés à l'époque de leurs travaux sur le Vert-de-Gris.

Dans ces formations on n'observe pas en général le mycélium si particulier de *M. lutea*, même aux stades les plus précoces, de même que les chlamydospores manquent dans les glomérules de Vert-de-Gris. Les deux affections peuvent coexister dans un fumier, et c'est ce qui entraîne des confusions, mais il n'y a pas de corrélation entre elles.

Miss GANDY a signalé dans certains cas une prédominance des chlamydospores lisses par exemple, et inversement : c'est ce qui ressort en particulier de l'examen des préparations microscopiques qu'elle a eu l'extrême obligeance de nous communiquer. En général, les types lisses prédominent largement.

L'identification de cette multitude de spores arrondies aux chlamydospores signalées par COSTANTIN et MATRUCHOT, pour le *Myceliophthora lutea* a été faite, en général, sans qu'on ait pu les rattacher à la forme conidienne, qui, comme nous l'avons vu, manque le plus souvent. Elle nous semble manquer d'une justification mycologique suffisante. Or, c'est elle qui impliquera dans l'esprit de certains auteurs, l'identité entre les processus complexes qui donnent naissance aux deux faciès que nous distinguons, ce qui pourrait avoir de l'importance au cas où une méthode de lutte se révèlerait efficace contre l'une des deux affections.

Il s'agit en effet de réaliser des cultures pures des différents champignons observés afin de les comparer au *Myceliophthora lutea* type. Ce travail que nous avons entrepris, nous a montré qu'il existe plusieurs organismes dont les caractères sont constants.

Dès les premières apparitions des lentilles sporifères, et en dehors de ces zones très limitées, et dont le volume est extrêmement faible par rapport à la masse de la meule, le mycélium du Champignon présente des signes évidents d'un dépérissement précoce et généralisé. On sait qu'un mycélium productif est fait d'hyphes fins et enchevêtrés, tissant sur les pailles un réseau très dense. Quand la fin de la culture est proche, les hyphes ont tendance à se grouper en gros cordons de l'ordre du millimètre de diamètre. Le caractère principal des accidents de culture connus sous le nom de « confetti », nous paraît être la précocité de cette transformation rapide d'un mycélium productif, en un mycélium sénile. Ce fait nous paraît plus significatif encore, que les manifestations fongiques que nous venons de décrire. Or, c'est un phénomène général et *non spécifique*, dont nous ignorons le déterminisme, mais qui pourrait, par exemple, correspondre à un stade particulier de la dégradation des pailles.

III. — OBSERVATIONS SUR LES CONDITIONS D'APPARITION DU CONFETTI

Pour COSTANTIN et MATRUCHOT le *Myceliophthora lutea* était introduit dans les cultures par les hyphes déjà contaminés, du blanc prélevé dans d'autres meules, dit « blanc de relève ». Or, depuis les travaux de ces auteurs relatifs à l'obtention du mycélium en culture pure, une industrie s'est développée, qui fournit aux cultivateurs des blancs que nous devons considérer comme indemnes de contaminants. L'origine des infections, ne saurait plus être le blanc lui-même, si l'on excepte la possibilité d'une infection par un séjour trop prolongé en cave.

Il est bien évident que les conditions de culture sont favorables ou défavorables au Champignon, tout en étant défavorables ou favorables aux compétiteurs. Ces

deux effets sont indissociables dans la pratique. Nous avons questionné les producteurs pour savoir quelles conditions de fumier, d'aération des locaux, de désinfection des sols, étaient plus particulièrement liées aux baisses de rendement consécutives ou corrélatives au Confetti.

Un trop grand nombre d'incertitudes nous empêchent de conclure ; le travail de compostage est absolument empirique et la matière première utilisée très variable. Nous voulons insister sur le fait que les transformations biochimiques qui précédent l'ensemencement sont si mal connues qu'il est impossible de dire si un fumier est bon ou mauvais avant de l'avoir testé par la culture. Dans cette prospection, les observations que nous avons réalisées ont montré qu'une connaissance scientifique de l'évolution des fumiers est indispensable à une interprétation des échecs constatés, qu'il y ait ou non apparition des lentilles.

La maladie fait son apparition brusquement et peut disparaître aussi vite. Il nous a été impossible de relier ces faits aux conditions météorologiques régnant avant le gobetage des cultures atteintes, en raison de l'ampleur du travail statistique à réaliser dans un domaine où nous n'avons pas de compétence. En fait, les cultures montrant les lentilles de confetti, peuvent se révéler aussi productrices que d'autres apparemment indemnes, ce qui fait que le faciès a été certainement beaucoup plus répandu qu'on ne l'a cru pendant longtemps.

Nous avons tenté, comme le font de nombreux producteurs, de rapprocher ce phénomène de la productivité des composts, et partant du travail de compostage lui-même. Malheureusement, les critères objectifs de valeur des fumiers à Champignon font défaut, avant leur mise en culture par le Champignon lui-même, qui, pour toutes sortes de raison est un très mauvais organisme test, très variable suivant les clones, et les conditions d'obtention du mycélium pur.

Il arrive que dans le même tas de compost, la stérilité affecte plus particulièrement certaines parties. Parfois la limite correspond à une nuit supplémentaire de fermentation en tas, par exemple. Des essais de modification du travail de compostage n'ont pas abouti, car l'affection disparut à ce moment dans la cave.

En général, les composts atteints paraissent avoir été travaillés normalement et la prise du blanc, l'accrochage, paraît avoir été satisfaisant. L'apparition des lentilles sporifères se fait toujours sur un mycélium bien accroché. Dans le cas où le compost est insuffisant au moment du lardage, le mycélium s'étend mal, ou même peut montrer une tendance ultérieure à courir à la surface du gobetage. Les producteurs sont unanimes à considérer que les deux premières volées, séparées par une phase de repos, sont en général fort belles, mais que la production disparaît ensuite en quasi totalité. Nous rappochons ce fait du veillissement prématuré du mycélium. Il se produirait un déséquilibre brutal entre un mycélium abondant et un milieu dont les réserves auraient été épuisées.

D'autre part, les variétés brunes, quoique souvent apparemment aussi infectées que les blanches, donnent souvent dans ces conditions, des rendements bien supérieurs, si l'on en croit l'habitude de certaines régions de cultiver presque uniquement des bruns. Il arrive donc que le Confetti soit incapable de perturber sérieusement le métabolisme du Champignon et ne joue qu'un rôle secondaire. Il s'agirait autant d'une aptitude à utiliser un fumier moins favorable que d'une résistance proprement dite.

L'idée que les différences biochimiques entre composts interviennent largement dans les manifestations de Confetti, constitue donc une hypothèse, mais une hypothèse

impossible à mettre en œuvre, en raison de l'état rudimentaire de nos connaissances sur l'évolution des composts et même sur les besoins nutritifs naturels du Champignon.

Le fait que la maladie soit beaucoup plus rare dans les cultures conduites suivant les techniques de fermentation dirigée, peut être interprétée, soit comme une preuve de l'importance fondamentale des transformations biochimiques, soit encore une démonstration du fait que la destruction des germes infectieux par la chaleur, est le premier objectif à atteindre.

Un autre fait est d'interprétation hasardeuse : jamais les producteurs du Bordelais et des Charentes, ne se sont plaints du Confetti, et bien que n'obtenant pas sans doute de meilleurs rendements qu'ailleurs, n'ont pratiquement jamais rencontré les lentilles si caractéristiques. Des phénomènes d'ordre climatiques pourraient intervenir en permanence, soit dans la fermentation des fumiers, soit dans les processus d'infection, comme nous en ferons l'hypothèse plus loin.

C'est que le Confetti, en fin de compte, est bien susceptible de se rencontrer dans les cultures pasteurisées, alors que les avantages de la pasteurisation, vis à vis du Confetti, ont été la cause souvent déterminante de l'adoption de cette technique. Dans ces cas, beaucoup moins fréquents, les producteurs considèrent l'infestation comme bénigne. Est-ce dû à la période de récolte normalement plus brève (deux mois et demi en moyenne contre cinq), ou au fait que la baisse de rendement serait passée inaperçue ? Le pourcentage de plateaux atteints est certainement faible en raison de la rareté de l'inoculum. Un producteur très averti, nous affirme cependant que ces dégâts sont du même ordre que dans les meules. Il y a dans ce cas indubitablement contamination par des spores véhiculées par l'air et germant en surface des plateaux, sur le mycélium du Champignon, comme nous avons pu le reproduire *in vitro*.

C'est aussi l'opinion d'Atkins (1958), qui estime que les maisons atteintes en Angleterre de mat-disease, sont contaminées pendant le refroidissement qui suit la pasteurisation. La preuve décisive expérimentale de ce fait n'a malheureusement pu être apportée.

Dans cette optique, l'état du compost, jouerait seulement un rôle secondaire, et le fait principal, serait la contamination par les spores d'un ou plusieurs organismes compétiteurs, qu'il s'agirait d'empêcher de gagner les fumiers avant la mise en place de la couche de gobetage protectrice. Il n'est pas impossible en effet, comme un producteur nous l'a affirmé, qu'une désinfection minutieuse puisse amener une éradication de la maladie.

De plus nous avons constaté que la maladie est inconnue ou à peu près dans des caves de la région de Saumur, situées à peu de distance du plan d'eau, c'est-à-dire voisines du niveau de la Loire, lui-même variable. Dans ces caves, les sols et les parois sont une grande partie de l'année suintants d'humidité, parfois même des ruisselets courent près des meules. Les caves les plus atteintes sont des caves sèches. Il en est de même si la cave présente plusieurs étages.

S'agirait-il dans ce cas, d'un effet de l'imbibition du fumier par le sol, ou d'un effet de rétention du sol humide sur les poussières infectieuses responsables ? En vérité les caves les plus sèches de la région de Saumur, mises en culture vers 1910 paraissent avoir été de tout temps, considérées comme moins favorables à la culture. Bien que nous ne puissions valablement comparer les rendements obtenus dans les deux types

de cave, le fait que les plus humides soient les plus recherchées, confirme que les rendements y sont statistiquement supérieurs.

Dans cette optique, il ne serait pas impossible d'expliquer l'apparition ou la disparition soudaine du phénomène, dans les caves de la région de la Loire, soumises en toute saison à un climat atlantique très variable, où des condensations sont fréquentes hiver comme été, condensations susceptibles de favoriser l'extension d'autres maladies.

Une expérimentation pour vérifier cette hypothèse comprendrait la désinfection systématique des caves infectées, la suppression des poussières à l'occasion des charrois de meules, la protection des caves en incubation.

IV. — TECHNIQUES

Insistant sur les modalités d'utilisation de techniques très simples, cet exposé, nous permettra de mettre en lumière l'importance :

1° des différences physiologiques entre les organismes isolés ;

2° des différences de microflore entre composts.

Comme cela est reconnu pour la plupart des champignons fimicoles, la croissance des « moisissures jaunes » que nous avons isolées, est très lente, même aux températures optimales. D'autre part, la colonie reste limitée à quelques millimètres, puis se développe en hauteur, la croissance du mycélium végétatif étant relativement très courte.

Isolements.

Sur gélose les isolements sont rendus difficiles par l'impossibilité de désinfecter les échantillons. Parmi les champignons gênants, on rencontre le plus souvent des Mucorales, ou le *Trichoderma lignorum* (Pers.) Tode, champignon lignicole très envahissant.

Myceliophthora lutea : Les petits flocons de Vert-de-Gris sont étalés sur une gélose nutritive, renfermant une dose massive de Streptomycine (500μg/cc) afin d'éviter le développement d'un Streptomyces très fréquent, et de retarder celui des bactéries. Les colonies peuvent être transférées trois semaines après ; de nombreux repiquages sont nécessaires à la purification.

A partir des lentilles de Confetti aparues depuis très peu de temps, nous obtenons des résultats différents, suivant la méthode utilisée :

a) des chlamydospores mises en suspension dans l'eau avec une goutte de tween, sont étalées sur gélose. Après une quinzaine d'incubation on prélève les colonies blanches à centre jaune d'un champignon à chlamydospores (souche J). Une souche du même champignon a pu être obtenue à partir d'un échantillon conservé au sec plus de trois mois ;

b) nous disposons d'une culture de Psalliote assez âgée, elle est alors repiquée en tubes inclinés sur gélose : le développement du blanc est en général médiocre. Dix jours après on peut introduire dans chaque tube une très petite parcelle de l'amas de spores. Les cultures sont maintenues à la température du laboratoire pour retarder les bactéries. On assiste quinze jours après au développement de petites touffes d'un blanc très brillant sur les stolons de Psalliote. Ces bouquets mycéliens repiqués et purifiés se révèlent être un complexe de Champignon de couche et de son compétiteur, complexe que nous homologuons à un jeune confetti. Le mycélium de Champignon inhibe le développement de certains organismes tout en favorisant celui des spores introduites en grand nombre à son voisinage immédiat, ou peut être des fragments mycéliens de la « moisissure jaune ». Il nous reste alors à réaliser la séparation du complexe. La Psalliote finit par dépérir, et le commensal s'affranchit. C'est un champignon que nous désignons par la suite par (C).

A la différence des précédentes, notre souche (S) s'isole très facilement par dilution. Cela tient à l'extraordinaire quantité de spores produites, à leur pouvoir germinatif élevé, ainsi qu'à l'existence de sécrétions actives *in vitro* contre le *Bacillus subtilis*.

Milieux de culture

Aucun des milieux de culture essayés ne s'est révélé très satisfaisant. En présence de Psalliote, le fumier à Champignon, lavé, broyé, réhumidifié après stérilisation, apporte les conditions de milieu les plus naturelles.

Les milieux gélosés ont été d'une part banaux, décoctions de pomme de terre, carotte, ou extrait de malt. Mais c'est un milieu pauvre en glucides et assez complet en acides aminés, comme le milieu de MATHUR (1950), actif sur la sporulation, qui donne la meilleure maturation des chlamydospores. Cependant, notre souche (J) n'a pu être conservée plus d'un an.

V. — LE GENRE MYCELIOPHTHORA ET LES MOISISSURES JAUNES

Les caractères les plus importants pour la discussion sont mis en parallèle dans le tableau I. Les caractères morphologiques précisés par des shémas exécutés à la même échelle, montrent que dans trois cas, on est bien en présence d'hyphales Mucédinées du genre *Myceliophthora*. Les mycéliums jaune pâle, septés, ont de 1 à 2 μ d'épaisseur. Les spores sont fortement chargées de lipides, pigmentées en jaune, ce qui donne aux colonies leur aspect macroscopique jaune ou ocre.

TABLEAU I.

Comparaison des quatre souches de Myceliophthora.

Souches	*Myceliophthora lutea (L)*	(S)	(C)	(J) var. *major*
Origine	Vert-de-gris	Incubation	Confetti	Confetti
Fumier	non pasteurisé	pasteurisé	non pasteurisé	non pasteurisé
Conidiophores	+	++	non	+
Chlamydospores	très rares	non	++	++
Dimensions des conidies	3 — 4 × 2 μ	5 × 4 μ		3,5 × 4 μ
Action sur la Psalliote	faible pouvoir lytique	inhibition et lyse	commensalisme	pouvoir lytique faible

1° Un échantillon présentant un faciès vert-de-gris, provenant de la région d'Aix-en-Provence (Valbonne — Avril 1956), sur une variété blanche, nous a permis d'isoler la souche (L) (Pl. II).

Le mycélium irrégulier, à articles de 9 à 12 μ de long, abondamment ramifié, porte des conidiophores nombreux, trapus, de 8 à 13 μ avec deux conidies, simples d'abord, mais divisés dans un certain nombre de cas (Pl. I, 2, 4) (Pl. II, 11, 12, 13 à 17). Les conidiophores différencient à leur extrémité un article en massue de 5 à 2 μ (Pl. II, 1, 2, 3). Une cloison transversale sépare une conidie qui grossit, s'allonge et est ovoïde à maturité et mesure 3-4 μ × 2 μ (Pl. II, 3, 4, 5, 6, 7). La pression de la lamelle sur le liquide de montage d'une colonie détache les spores, mûres ou non, et on observe un très grand nombre de jeunes conidies en forme de demi-ellipse qui mesurent à peu près 2 μ suivant les deux axes. (Pl. II, 4). D'habitude le conidiophore présente sous le premier un deuxième renflement (Pl. I, 1, 2) qui donnera une seconde conidie. Celle-ci peut bourgeonner un ou deux conidiophores latéraux (Pl. I, 5) ce qui donne l'aspect typique de nos schémas (Pl. II, 8 à 11).

Sur pomme de terre à 21-23°, la formation des conidiophores commence après une vingtaine de jours, celle des conidies après un mois, et les colonies blanches deviennent alors jaunes. Dans de vieilles cultures (plus de 2 mois) sur gélose, on voit se former sur des pédicelles courts, ou bien intercalées sur des hyphes anormalement

Planche I. — Fac. simile de la planche de dessins de Costantin et Matruchot (Rev. Gen. Bot. VI 1894).

épaissis, des éléments arrondis ou ovoïdes, caducs de 6 μ de diamètre ; malgré de nombreuses cultures dans des conditions variables, nous n'avons pu les obtenir en grand nombre, même en présence de Champignon de couche sur compost.

La souche est identique au champignon observé dans les échantillons de Vert-de-Gris.

2° La souche (S) (Pl. IV) a été obtenue à partir de brins de paille colonisés auparavant par la Psalliote à la surface des plateaux de culture dans une chambre d'incubation à Ménil-le-Roi (S.-et-O.). Le Champignon y forme des colonies plus larges que celles du Vert-de-Gris, jaune ocre, appliquées sur la paille. Il n'est pas très répandu en France, et n'est pas dommageable.

En culture pure, le mycélium est très peu abondant. La formation des conidiophores et la sporulation se produisent très rapidement au bout de 4 à 5 jours, et la croissance mycélienne est alors stoppée. Les conidiophores produisent simultanément 2 conidies placées l'une derrière l'autre (Pl. IV, 2, 3, 4, 7, 8). Celles-ci bourgeonnent sur place, latéralement, des conidies secondaires (IV, 5). Elles sont très régulièrement ovales, ou, mais très rarement, sphériques. La paroi est mince et lisse, sans aucune confusion possible avec celle de chlamydospores (Pl. IV, 9). Leurs dimensions varient de 4,2 μ à 6,3 μ. Par l'observation directe ou la coloration par la fuchsine de Ziehl, on n'observe jamais de chlamydospores.

3° Un champignon désigné dans ce qui suit par (J) (Pl. III) a été isolé des confettis par dilution. Les échantillons provenaient :

1. de Blou (M.-et-L.), déc. 1954 ;
2. de Louerre (M.-et-L.), fév. 1957.

Dans les deux cas il s'agissait d'une race brune de Champignon de couche.

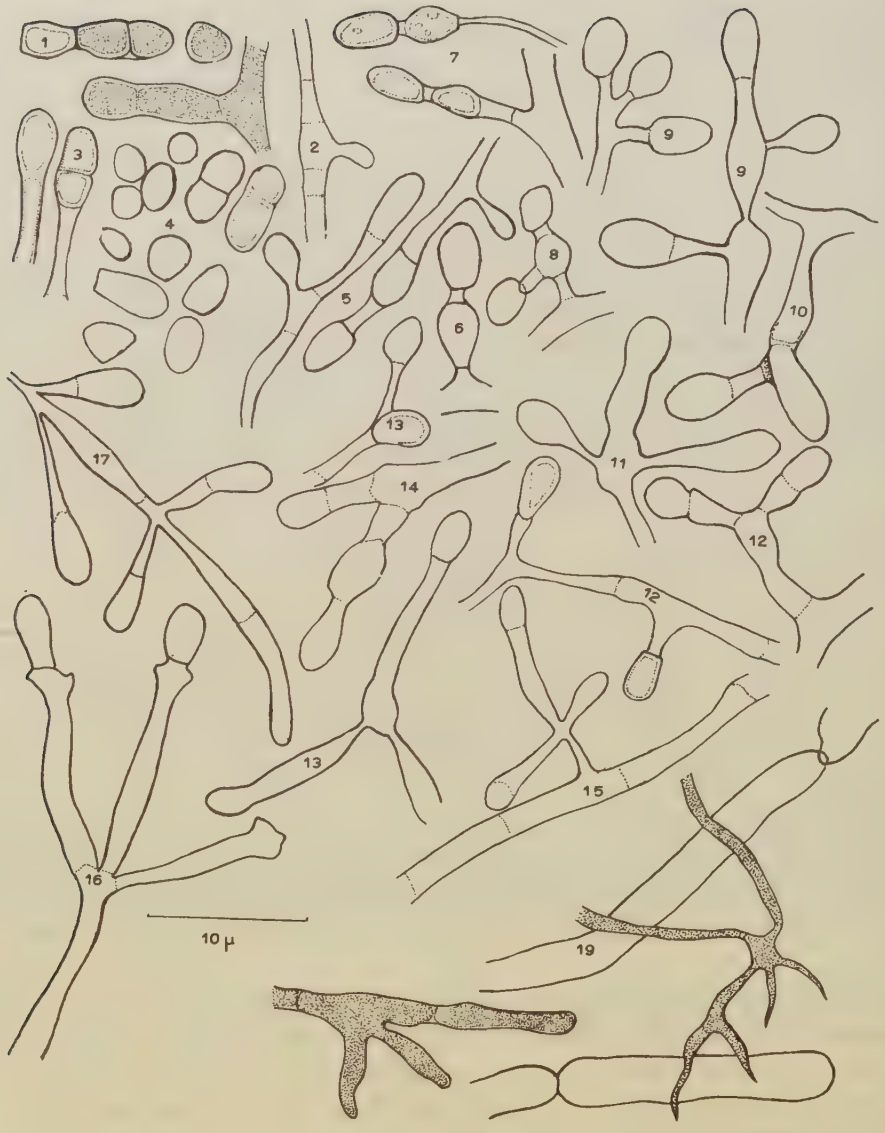


Planche II. — *Myceliophthora lutea* Cost & Matr.1-2-3. Phases du développement d'un conidiophore. 4-Conidies. 5-6-7. Conidiophores typiques à 2 conidies. 8-9-10-11-12-13-14-15. Bourgeons latéraux sur le conidiophore. 16-17-18. Trois types de groupement des conidiophores aux extrémités des hyphes végétatifs. 19. Mycélium végétatif en grisé.

Le mycélium est très mince (1 µ), très régulier. Il se groupe souvent en arbuceules de 10 à 12 hyphes par exemple, qui se dressent au-dessus du substratum gélosé. Il porte de distance en distance des conidiophores à croissance limitée (20 µ au maximum) (Pl. III, 1, 2, 3), qui donnent naissance à, en général, deux spores, l'une distale, l'autre médiane, (Pl. III, 4, 5, 7), mais peuvent en porter une ou trois (Pl. III, 2, 3,) ou bien se diviser par dichotomie (Pl. III, 5).

Les spores oblongues, à extrémité proximale rétrécie et applatie, ont une paroi jaune pâle, épaisse par rapport à leurs dimensions (0,7 µ environ pour 4,1 — 3,5 µ sauf au point d'insertion par où s'opère d'ailleurs la germination, et très nettement échinulée. La disposition de ces spores par deux est très remarquable. Elles se

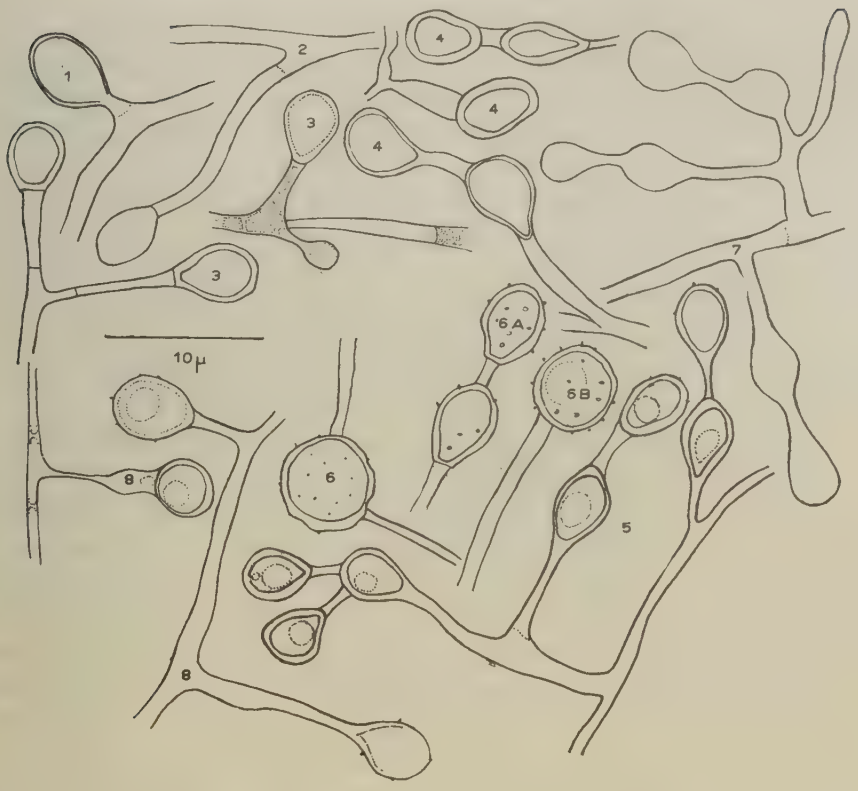


Planche III. — *Myceliophthora lutea* var. *major*. 1-2-3. Conidies isolées. 4-5. Conidiophores à 2 conidies. 6.Chlamydospores intercalaires 6 A.Comparaison avec une conidie. 6 B.Chlamydospore terminale. 7.Groupement des conidiophores. 8. Chlamydospores sur rameaux courts.

colorent par la fuchsine de Ziehl et se comportent également comme des chlamydospores en ce qui concerne la longévité (elles germent encore dans la proportion de 2 p. 100 après deux ans de conservation au laboratoire) ; cependant elles sont rapidement caduques.

Des chlamydospores typiques se forment ensuite sur un mycélium banal à croissance non limitée, au contact de la gélose. Ce sont des articles sphériques ou subsphériques dont les parois finissent par s'épaissir. Les chlamydospores mûres mesurent de 4 à 5,5 µ. Elles sont lisses ou échinulées (Pl III, 6). Peu caduques dans les cultures jeunes, elles se présentent en chapelets de 3 ou 4 et parfois 8 ou 10. Elles peuvent en outre être solitaires aux extrémités de courts pédicelles (Pl. III, 6B).

4° Un champignon désigné par la suite (C) Pl IV), a été obtenu à plusieurs reprises par la technique d'inoculation de cultures de Psalliote, décrite plus haut, à partir de confettis résultant de l'attaque dans les composts des deux races de Psalliote (Loches (Indre-et-Loire) avril 56, Louerre (Maine-et-Loire fév. 57), Dampierre (Maine-et-Loire) fév. 57).

Ses colonies d'un blanc pur, sont constituées par du mycélium hyalin de 1 µ de diamètre, très régulier, tendant à se grouper en touffes comme (J). De place en place, apparaissent après un mois de culture au moins, des renflements, où l'accumulation de cytoplasme (Pl. IV, 10) aboutit à la formation d'éléments sphériques, caducs par altération de l'hyphe de part et d'autre (Pl. IV, 16) ; ce sont des chlamydospores, dont les dimensions à maturité sont de 5 à 8 µ (Pl. IV, 13 à 20). Leur paroi est épaisse,

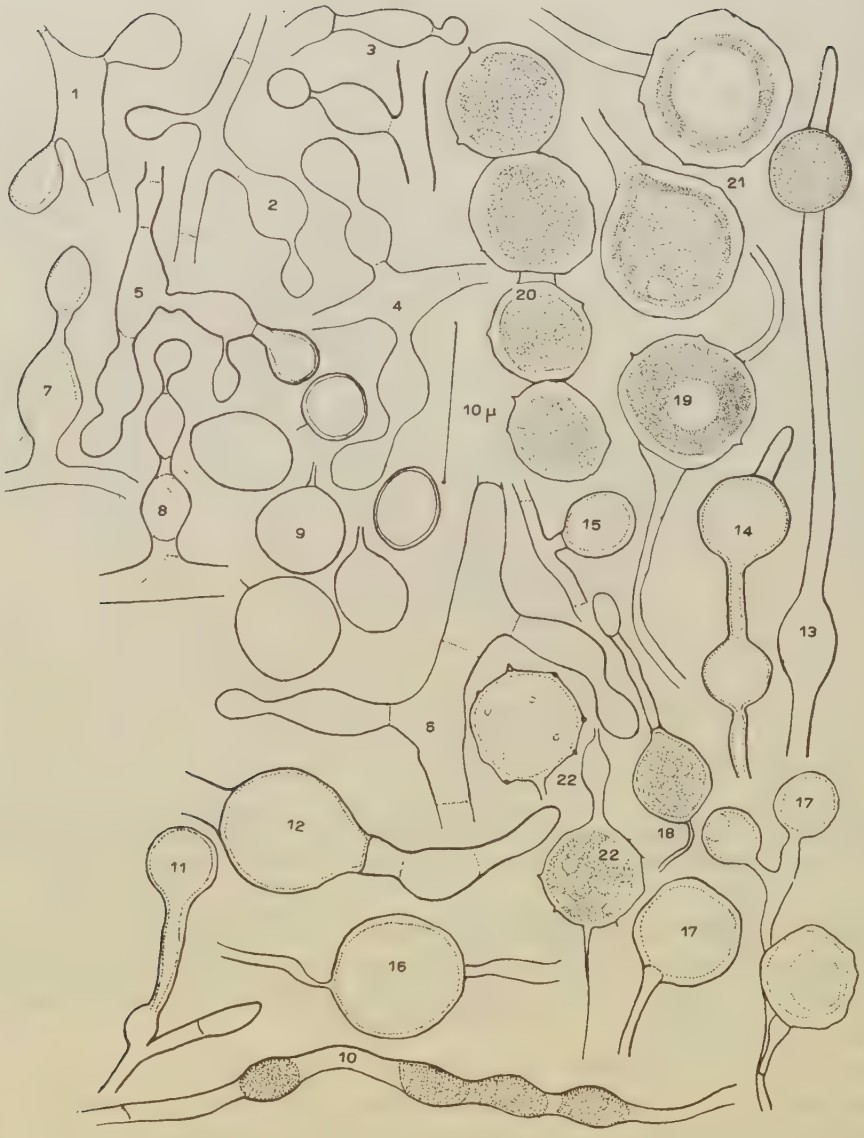


Planche IV. — *Myceliophthora* souche (S) 1-8 Formation et groupement des conidies. 9 Conidies (parois minces).
Myceliophthora souche (C) 10. Accumulation de protoplasme dans les articles. 11-15. Formation des chlamydospores. 16-22. Chlamydospores mûres. 20. Chapelets de chlamydospores. 22. Chlamydospores échinulées.

jaune pâle, non échinulée en général (Pl. IV, 22). On les rencontre souvent en chapelets (Pl. IV, 20). Leur formation sur des rameaux latéraux (Pl. IV, 15) est peu fréquente. Les colonies âgées sont jaune ocre sur compost. Quels que soient le milieu ou les conditions de culture, nous n'avons jamais jusqu'ici obtenu une autre forme de fructification, même en présence de Psalliote.

Seule la présence de deux types de spores et de conidiophores dans les cultures de (J) permet de séparer absolument les deux champignons.

5° *Discussion.* — Après Miss GANDY (1955), nous constatons que parmi les moisissures jaunes des couches, on rencontre au moins quatre champignons différents (voir tableau 1).

Les formes conidiennes des trois premières souches sont caractérisées par le groupement par deux des conidies et se distinguent soit par la forme et l'ornementation, soit par la dimension des spores. L'évolution du conidiophore permet de les rapporter au genre *Myceliophthora*. Deux ne produisent pas de chlamydospores. On se référera particulièrement à (Pl. I, 3), (Pl. II, 9), (Pl. III, 7), (Pl. IV, 5).

D'après les préparations de Miss GANDY, nous pensons que les souches Ym3 et (L), se rapprochent davantage de *M. lutea*, en raison de la dimension des spores, et de la possibilité de reproduire avec (L) le faciès à petits glomérules jaune franc. La souche (J) présente encore l'ensemble des caractères de *M. lutea*, mais la paroi des conidies est épaisse et échinulée, les dimensions nettement supérieures. Nous la considérons comme une variété *major* de *Myceliophthora lutea*. Ainsi des doutes subsistent encore en ce qui concerne la capacité de toutes les souches de *M. lutea* de produire des chlamydospores. Une certaine variabilité se rencontre dans cette espèce. La souche (S) a des spores aux dimensions nettement supérieures au type.

Il nous paraît possible que COSTANTIN et MATRUCHOT qui ont décrit d'après les échantillons naturels, la seule forme à petites spores, aient obtenu en culture pure des chlamydospores d'un champignon analogue à (J), répétons-le, incomparablement plus facile à isoler que le responsable du Vert-de-Gris, ce qui pourrait expliquer que les caractères dans les composts et en culture, n'étaient qu'à peu près les mêmes.

La souche (C) peut être rapprochée de (J) par les chlamydospores, et l'habitat, et, malgré l'absence de spores véritables, il n'est pas impossible de penser que l'on se trouve en présence d'une autre espèce dégradée, du genre *Myceliophthora*.

Nous allons voir que la séparation morphologique qui précède, correspond au comportement très divers des quatre souches isolées, que ce soient leurs propriétés culturales, ou leurs propriétés antagonistes vis-à-vis du mycélium de Psalliote.

VI. — PROPRIÉTÉS CULTURALES

1° MYCELIOPHTHORA LUTEA (L).

Le repiquage ne réussit que si l'inoculum est suffisamment important. La vitalité des cultures est de plus de deux mois. Elles se développent très lentement sur gélose en colonies circulaires à croissance limitée à quelques mm. de diamètre.

L'observation microscopique montre que l'allongement des hyphes végétatifs est très limité et est suivi par une sporulation très active. Les colonies sont bombées, blanches puis jaunes citron. La germination des spores tombées sur la gélose avoisinante entraîne autour des colonies mères la formation d'auréoles de colonies filles très petites. Ce mode de croissance rend compte de la formation de petits flocons d'un mm. de diamètre, le long des stolons de la Psalliote.

La détermination des variations de croissance en fonction de la température étant impossible (les colonies issues d'un très petit nombre de spores sont de 2 à 3 mm de diamètre après un mois de culture à 23°), nous ne pouvons qu'estimer, d'après la vitesse de sporulation que l'optimum de température se situe entre 20 et 25°.

Il est important de noter que nous n'avons jamais obtenu son développement sur fumier stérile, sans y avoir préalablement installé du Champignon de couche. Sur des décoctions de carpophores la croissance est meilleure, mais pas la sporulation.

La croissance des colonies est augmentée par l'apport de substances organiques complexes et de vitamines aux milieux de culture naturels usuels, en particulier, celles qui sont contenues dans l'embryon de blé. La présence de mycélium actif de Champignon facilite beaucoup la multiplication de la souche et doit intervenir de cette façon en place. Les cultures pures de *M. Lutea* ne présentent pas l'odeur âcre spéciale du fumier présentant du Vert-de-Gris, qui serait d'après COSTANTIN et MATRUCHOT, l'origine du nom vulgaire. Celle-ci se rapproche plutôt de celle du *Trichoderma lignorum*, organisme normal des composts épuisés.

2° MYCELIOPHTHORA sp. (S)

Ce champignon sporule de façon très intense, et s'obtient très facilement à l'état pur. Il est aussi très facile à cultiver. Son développement mycélien est très rapide, mais cesse vite. L'optimum de température est ici plus élevé, et se situe vers 30°, ce qui explique sa présence dans les chambres d'incubation. L'optimum de germination des spores est aux alentours de 35°. Sur gélose, les colonies sont jaune verdâtre ou violacé. Sur fumier stérile, on obtient des colonies de un à plusieurs mm. de diamètre. Ce saprophyte très actif ne paraît tirer aucun avantage de la présence de Psalliote dans son voisinage.

3° MYCELIOPHTHORA LUTEA var. MAJOR (J)

Elle se développe bien sur les milieux naturels gélosés, en colonies blanches, puis jaune d'or, puis brun jaunâtre. Le mycélium végétant dans la gélose constitue un réseau dense, plus ou moins important suivant le milieu et porte seul les chlamydospores. Disons qu'une colonie s'accroît environ de 25 mm en 18 jours à 23°, sur pomme de terre-saccharose.

Peu après l'isolement, un ensemencement de spores dans la masse de la gélose, surtout s'il est assez dense, amène la formation de chapelets de chlamydospores sans mycélium aérien ou presque. Or, c'est justement le mycélium aérien qui porte le premier type de spores. Si l'on repique du mycélium aérien, il se forme de moins en moins de conidies et de chlamydospores toujours en surface de la gélose. Le champignon produit surtout des colonies translucides, puis du mycélium aérien. Si l'on part de conidies, on obtient alors peu de mycélium aérien, et beaucoup de conidies, ce qui amène un jaunissement rapide de la culture.

Le repiquage des chlamydospores seules est difficile, et les caractères de la souche s'écartent rapidement de ceux qu'on observe dans les confettis où il n'y a que peu de mycélium. On peut régénérer partiellement la souche, en détruisant le mycélium et les conidies par la chaleur (ex : 20 mm à 63°, traitement qui respecte surtout les chlamydospores).

Le comportement de la souche varie en outre assez nettement avec le milieu naturel utilisé. Parmi les milieux naturels que nous avons utilisés, le plus convenable à la formation des chlamydospores, déterminé par la dimension moyenne des spores, est la décoction de carotte ou d'embryon de blé. Sur fumier naturel stérilisé on n'obtient que des conidies. Si le milieu est trop favorable au développement mycélien, par exemple l'extrait de levure, il ne se forme pas non plus de chlamydospores.

Les caractères morphologiques de ce champignon sont sous la dépendance étroite du voisinage du Champignon cultivé.

4° Myceliophthora sp. (C).

Sur les milieux usuels, il se développe beaucoup de mycélium, assez peu de chlamydospores. Le traitement par la chaleur élimine le mycélium, et les colonies filles issues de chlamydospores deviennent rapidement ocres, poudreuses, et s'applatissent sur la gélose en formant un grand nombre de chlamydospores intercalaires. Elle se multiplie assez aisément en combinaison plus ou moins étroite avec du Champignon de couche. Dans ces conditions, la formation des chlamydospores est aussi importante que dans les composts.

Une fois qu'elle a été séparée du Champignon de couche, elle est difficile à cultiver au départ, mais s'adapte peu à peu à la culture sur milieu gélosé. Elle est incapable de croître sur le compost stérilisé. Les milieux naturels plus ou moins complexes, paraissent indispensables. Les glucides favorisent la croissance initiale du mycélium, mais un milieu équilibré permet seul la formation des chlamydospores. Par exemple, l'extrait de Champignon de couche, ou l'extrait de levure favorisent le mycélium. Sur le milieu de Mathur, il s'est formé beaucoup de chlamydospores après environ un mois de culture. Cette souche doit présenter une dépendance d'ordre nutritionnel très étroite vis-à-vis du Champignon.

La croissance linéaire des colonies est très limitée : 5 mm en 14 jours à 23°, ce qui nécessite la conservation des cultures pendant des périodes importantes, et explique les difficultés d'isolement. Le développement est encore possible à 27°, mais très réduit.

Les colonies sur gélose, d'abord hyalines, humides, plissées, deviennent blanches puis jaunâtres, avec la maturation des chlamydospores. Souvent, elles émettent en leur centre une touffe d'arbuscules de plusieurs mm., dressés verticalement. Cette propriété des hyphes de se grouper les uns contre les autres, rend compte de la tendance du mycélium à s'appliquer très étroitement à celui de la Psalliote dans les jeunes confettis.

VII. — MOISISSURES JAUNES ET CHAMPIGNON DE COUCHE RELATIONS IN VITRO

Nous nous sommes surtout attaché aux antagonismes pouvant exister envers le mycélium de la Psalliote, mais les souches (J) et (S) ont été étudiées au point de vue de la sécrétion de substances spécifiques en milieu liquide.

Nous avons d'abord cultivé les 2 organismes en présence l'un de l'autre sur gélose, dans le but de rechercher si :

1° Des zones d'inhibition ou de lyse apparaissaient et dans la négative, si :

2° lors du recouvrement des colonies, on pouvait observer des interpénétrations d'hyphes analogues à ce que Weindling (1932) a observé entre le *Rhizoctonia solani* Kuhn et le *Trichoderma lignorum* (Tode) Harz. Dans le premier cas ou penserait à un antagonisme par voie chimique, dans le deuxième à un parasitisme vrai.

La Psalliote se prête mal à ces expériences. Il est difficile d'opérer des ensemencements dans la masse suffisamment homogènes. Les hyphes ont tendance à s'élever au-dessus du support dès qu'elles rencontrent un obstacle. D'autre part, l'accroissement des colonies des Moisissures jaunes est vite stoppé même en culture pure ; le

rapport des vitesses d'allongement des mycéliums est alors trop défavorable à ces dernières. Il vaut mieux opérer sur un milieu assez défavorable au Champignon de couche.

Nous n'avons jamais observé de pénétration des hyphes de Psalliote par celles, plus minces et jaunes des *Myceliophthora*. Il en avait été de même dans toutes nos observations de fumier atteint.

C'est sur compost stérilisé que des cultures mixtes donnent les meilleurs éléments d'information, car elles nous ont permis de reproduire les diverses « maladies », à quelques réserves près. Cependant, ce milieu ne permet de faire aucune observation en ce qui concerne le mécanisme des actions.

Reproduction du faciès confetti :

Le fragment de culture de (C), mycélium actif et chlamydospores non mûres, est repiqué avant tout départ de croissance de la Psalliote, soit après une période variable, pendant laquelle le blanc a commencé à s'installer sur le milieu (jusqu'à 45 jours). Entre 60 et 75 jours, à la température de 23°, s'achèvera l'évolution d'une formation ocre, dense, bien délimitée, rappelant ce que nous avons décrit dans le fumier.

1° L'examen microscopique permet de définir les rapports des 2 mycéliums et de suivre l'évolution de la souche en présence de Psalliote.

a) Le fragment de (C) se développe en général seul en donnant une grosse colonie. Dans quelques cas, des colonies d'abord minuscules apparaissent en divers points; elles sont induites par la germination de chlamydospores mûres.

b) Le mycélium de (C) en voie de croissance, se révèle uni en faisceaux autour des hyphes de Psalliote. Nous n'avons pas constaté une circulation de ce mycélium dans les articles plus larges. Le Champignon de couche, à l'intérieur de la colonie parait indemne d'altération ; cependant, l'existence de masses de baguettes d'oxalate laissent à penser que, une partie des hyphes est tout de même digérée, et cela se traduit par un applatissement de la colonie.

c) Les petites colonies blanches sphériques qui peuvent se développer en plusieurs points sont formées surtout par le mycélium de la Psalliote. Sur le mycélium très fin du partenaire, on constate la formation très rapide de chlamycospores intercalaires, arrondies, lisses, isolées, semblables à celles que nous avons rencontrées dans les confettis naturels au même stade d'évolution. Ces spores se détachent après déssèchement de leur mycélium, ce qui se produit facilement pour les vieilles cultures, quand on en place un fragment sous lamelle.

En raison de ces caractères, nous homologuons ces formations à des confettis

d) des différences s'observent cependant : forte densité du mycélium de la Psalliote par rapport au nombre de chlamydospores ; persistance de ce mycélium *in vitro*.

Il est probable que, d'une part les bactéries du fumier interviennent dans l'élimination presque complète d'un mycélium mis en état de déficience, et que d'autre part, des facteurs de croissance manquent au champignon (C) par suite de la stérilisation du fumier. Enfin, dans la nature, une partie des chlamydospores observées appartient à un autre champignon au mycélium jaune d'or, que nous y avons isolé et désigné plus haut sous le nom de *Myceliophthora lutea* var. *major*. Cette souche ne reproduit pas néanmoins le faciès confetti, et ne se développe que très difficilement sur fumier en présence de Psalliote.

Le faciès confetti est donc à rattacher au développement, en présence de mycélium de Psalliote en voie de croissance, du champignon à chlamydospores seules, souche (C).

Sur compost stérile, le blanc de champignon constitue un support biologique indispensable au développement de la souche (C). Les rapports entre ces deux organismes apparaissent comme un *commensalisme*, avec sans doute une légère tendance vers le parasitisme de la Psalliote par son commensal. Une hypothèse justifiée par les contacts entre mycéliums est celle d'une réutilisation par (C) de substances appartenant au métabolisme du Champignon de couche.

2° D'après les constatations des praticiens et les nôtres, certaines souches commerciales de Psalliote, s'adaptent mieux que d'autres aux conditions de culture qui engendrent l'apparition du Confetti ; c'est-à-dire que leur période de production et leur rendements moyens sont supérieurs, même s'il y a des lentilles de confetti. On les dit résistantes, bien que la nature du parasitisme ou de la maladie ne soit en aucune façon précisée.

Nous avons voulu mettre en évidence une différence dans le comportement d'un petit nombre de ces clones cultivés par rapport au Confetti, ces clones étant choisis pour leur résistance très variable.

C'est pourquoi nous avons comparé à cet égard les souches A, blanche sensible, D, brune moins sensible, B, brune souvent résistante. Le mycélium de ces trois souches est cultivé sur du fumier, puis contaminé après des périodes variables par le champignon (C) à tester. Lorsque l'inoculation ne réussit pas, elle est renouvelée une ou deux fois par la suite.

a) Le champignon (C) s'est développé dans les différents cas, avec des contaminations effectuées entre 0 et 75 jours après l'ensemencement. Quand le mycélium est âgé et ne végète plus, le compétiteur donne souvent beaucoup de petites colonies.

b) Dans un premier essai, le nombre de tubes de D ensemencés était de 25, il y a eu 22 tubes positifs. Pour B, les chiffres étaient 8 et 1 ; pour A, 9 et 9. Avec le clone sensible A, les colonies de (C) ont été nettement plus importantes et plus nombreuses.

c) Dans une autre série (3 répétitions), l'inoculation a eu lieu 3 jours après l'ensemencement. La lecture a été effectuée au bout d'un mois. Les souches de Psalliote avaient été longuement cultivées sur un milieu à la farine d'avoine, particulièrement propice au développement végétatif du Champignon. La souche sensible A n'a pas profité de cette vigueur végétative supérieure. La cause des différences constatées entre les trois souches n'a pu être élucidée. Il a été observé pour A (sensible) 6 tubes positifs sur 8, 4 tubes positifs sur 6, 8 tubes positifs sur 8. Pour B (résistante) 0 sur 7, 0 sur 8, 1 sur 8. Pour D 0 sur 7, 0 sur 9, 0 sur 8.

Confetti et commensalisme

Nous savons que la première étape de l'isolement est achevée par l'obtention d'un complexe des deux mycéliums, qui se multiplie assez aisément. Il paraît aussi moins exigeant du point de vue nutritif que le champignon (C) puisqu'il croît sur compost stérilisé.

A partir d'un fragment de complexe repiqué sur gélose, la Psalliote émet de gros stolons sur lesquels se développent, visibles à l'œil nu, après une quinzaine, des colonies blanches hémisphériques, qui après un mois de croissance, s'aplatissent sur le substrat en lentilles ocres. Ces colonies blanches possèdent une armature de

bouquets rayonnants d'hyphes plus ou moins enchevêtrés de Psalliote. Le long de ces hyphes on relève des paquets de mycélium de (C) reconnaissable à son épaisseur régulière de 1 contre 3 ou 4 μ pour la Psalliote, à ses chlamydospores, et à l'absence de cristaux. Certains articles de la Psalliote paraissent souffrir de ce voisinage et perdent leur turgescence. Cette action reste limitée. Quand la culture vieillit, les chlamydospores constituent des amas compacts de plusieurs centaines de microns.

Dans certains cas, le repiquage est plus favorable au Champignon de couche, dont on voit les hyphes former rapidement un fin feutrage, sans qu'apparaissent les jeunes colonies de complexe. Le microscope révèle que les spores de (C) sont uniformément brunes et non colorables au bleu lactique, et qu'un grand nombre d'hyphes de Champignon ont été détruites. Des sécrétions ou des toxines de nécrose de la Psalliote ont neutralisé le commensal, en tuant ses éléments reproducteurs. Certaines chlamydospores avaient même émis un tube germinatif qui a été stoppé. Ce phénomène se produit souvent à l'isolement, avec un Psalliote commercial vigoureux, et cela ne facilite pas l'obtention du complexe. Il semble que le complexe ne puisse se maintenir, c'est-à-dire l'attaque d'hyphes de Psalliote se produire que dans les cas où celles-ci présentent un certain état que nous appelons, faute de mieux, perte de vigueur. Des essais systématiques de culture du complexe sur divers milieux gélosés vérifient cette hypothèse. Le milieu de MATHUR à la peptone, qui est peu propice au développement mycélien est particulièrement favorable au maintien du complexe.

Beaucoup plus rarement, c'est l'inverse qui se produit, le Champignon de couche paraissant incapable de croître. On peut alors isoler la souche (C) pure. Après 18 mois de culture en milieu gélosé pauvre, la Psalliote tend à dépérir, et l'affranchissement du Champignon (C) est plus facile à résaliser.

Nous avons cherché à réobtenir les complexes avec des cultures pures sur gélose ; beaucoup de chlamydospores sont tuées, quelques colonies semblent se multiplier quelque temps, puis le Champignon de couche prend le dessus, même si la souche utilisée avait perdu de la vigueur. Le *Myceliophthora* a donc perdu par la culture prolongée, ce que nous appellerions sa virulence s'il s'agissait d'un parasite affirmé.

Nous avons obtenu, multiplié, analysé, recombiné *in vitro*, un complexe fongique dont les propriétés nous font croire que, si le champignon (C) est responsable des formations naturelles caractéristiques du Confetti, il ne s'agit pas d'un parasite, ni même d'un antagoniste, mais d'un commensal qui profite du voisinage de son hôte. Il ne peut y avoir d'effet nuisible que dans le cas d'un affaiblissement notable de la vigueur végétative de la Psalliote. On aurait une sorte d'équilibre instable, rompu suivant les conditions du milieu, tantôt en faveur de l'un, tantôt en faveur de l'autre. En nature cet équilibre n'est que passager, à cause de l'intervention de toute une microflore saprophyte extrêmement active, et peut-être du *Myceliophthora lutea* var. *major*. Mais l'existence des propriétés de commensalisme explique : 1 la présence de (C) uniquement au voisinage immédiat d'hyphes du Champignon ; 2° la sporulation très intense qui se produit en des zones très localisées correspondant à un développement particulier de ces hyphes.

MYCELIOPHTHORA LUTEA ET VERT DE GRIS :

Nous avons réalisé des cultures de notre souche, en présence de divers clones commerciaux de la Psalliote, soit de la variété blanche, soit de la variété brune. Un milieu convenable pour les deux organismes à la fois, est la gélose pomme de terre.

Les essais ont été conduits à la température du laboratoire, pour éviter le déssèchement de la gélose à l'étuve, et cela en recouvrant l'extrémité des tubes avec du polyéthylène, car il faut conserver les cultures plus d'un mois est demi avant de voir apparaître le faciès caractéristique du Vert-de-Gris. Il est bon d'utiliser des souches de Psalliote à mycélium adhérent à la gélose, à croissance assez faible, On peut encore donner de l'avance au *M. lutea.* (souche (L)).

Observations :

1° Dans le cas où les deux partenaires étaient repiqués le même jour (2 nov.), nous avons pu observer (17 déc.) sur le fragment initial de la Psalliote, c'est-à-dire sur des hyphes d'au moins deux mois, de petits amas jaune citron, de la grosseur d'une tête d'épingle. Les spores de *M. lutea*, avaient pu germer au contact du mycélium et donner des colonies dont l'examen nous a révélé tous les caractères habituels, avec, particulièrement abondants, de nombreux conidiophores simples à 2 renflements (Pl. I). Nous avons même pu observer du mycélium ramifié intensément colorable, non porteur de conidiophores, de diamètre plus petit que le mycélium fructifère, disséminant le champignon le long des hyphes de Psalliote (Pl. II, 19). Au centre des colonies l'altération des hyphes de Psalliote, était rendue évidente par une coloration jaune homogène, de nature non lipidique, par une lyse partielle de certains articles, qui entraîne une fragmentation du mycélium.

Nous avons déjà rencontré ce type d'altération dans les meules. Un mécanisme d'antagonisme semblable a été signalé par WEINDLING (1932) entre le *Trichoderma lignorum* et le *Rhizoctonia solani*. Nous n'avons pas observé de chlamydospores dans ces cas de Vert-de-Gris artificiel.

Le mycélium sénescent de la Psalliote parait manquer de résitance au *M. lutea*, alors que dans ce type d'essai aucun développement n'a été observé sur le mycélium développé dans la culture donc âgé de moins de 45 jours. Ainsi s'expliquait la pratique du délardage, avant la généralisation des « blancs purs », et qui consistait à retirer des meules, une fois l'accrochage réalisé, la mise de «blanc de relève ».

2° Si les hyphes jeunes de Psalliote arrivent au contact d'une colonie de *M. lutea*, implantée dans la gélose depuis un mois et demi, on observe, ou bien l'extension rapide de minuscules glomérules blancs, puis verdâtres, disséminés parmi les hyphes de Psalliote, ce qui correspond à un parasitisme par le *M. lutea*, ou bien, une zone de répulsion plus ou moins nette de 2 ou 3 mm. où la gélose reste nue, ce qui traduit une certaine activité antagoniste (Photo 8). Dans une expérience portant sur 22 tubes, 3 zones de répulsion seulement ont été constatées, La colonie de *Myceliophthora* finit par croître très lentement à l'intérieur de cette zone comme le fait d'habitude.

Il existe un antagoniste faible entre les hyphes jeunes de Psalliote et le *M. lutea*, qui peut se comporter également comme un véritable parasite, au voisinage de hyphes où il progresse beaucoup plus vite que sur la gélose.

3° Dans la plupart des cas, on ne voit rien de spécial. La Palliote résiste normalement quand sa vigueur est bonne. Pour mettre en évidence la diminution de cette résistance en fonction du vieillissement des hyphes, nous avons cherché à inoculer, à des dates différentes, des cultures de Psalliote, variété blanche et brune, sur fumier. Cet essai est résumé dans le tableau 2.

TABLEAU 2

Souches	Inoculation par *M. lutea*		
	7-XI	26-XII	6-II
B (ensemencée le 7-X) — 2 tubes	—	+ (2/2)	
D (ensemencée le 24-X) — 2 tubes	—	+ (2/2)	
B » — »	—	—	+ (2/2)
A » — »	—	+ (2/2)	
	9-II	26-III	
B (ensemencée le 6-II) — 3 tubes	—	—	
D (ensemencée le 6-II) — 3 tubes	—	+ (2/3)	
A (ensemencée le 6-II) — 3 tubes	—	+ (1/3)	

La propagation du *M. lutea* est devenue évidente après une quinzaine de jours, sous la forme de petits glomérules sporifères. Deux semaines après, sur certains brins de paille, Il ne restait plus du tout de Psalliote. Le développement sur paille étant impossible dans les conditions de stérilité, nous estimons, comme l'avaient admis COSTANTIN et MATRUCHOT que le *M. lutea* est un parasite du mycélium de Champignon de couche, et tire de ce parasitisme un profit évident.

Expériences d'inoculation de Vert-de-Gris.

Il s'agit d'une expérience de portée limitée, mais qui montre que le *M. lutea* n'est pas présent dans tous les composts, et qu'on peut l'y introduire et causer du Vert-de-Gris. Deux blocs de meules de 1 m de long étaient en comparaison, l'un d'eux a été inoculé, le jour du lardage, avec de petits fragments de meule atteints de Vert-de-Gris. Dans ce bloc seulement, le Vert-de-Gris est apparu trois mois après, corrélativement à une certaine différence de production en faveur du témoin. Du confetti avait été également inoculé, mais il ne s'est pas développé, ce qui tend à montrer que les conditions de développement ne sont pas les mêmes, bien que les deux affections puissent coexister à certains stades de l'évolution.

Rôle du Myceliophthora lutea.

C'est un parasite de faiblesse du Champignon de couche, il tire avantage de la présence de ce dernier, dont il altère le mycélium par un mécanisme non élucidé. Toute cause qui peut l'introduire avec les pailles dans les composts, tout en altérant la vigueur du Champignon de couche, comme par exemple une fermentation médiocre ou non homogène favorise la maladie. Le Vert-de-Gris n'existe pas dans les cultures avec fermentation dirigée.

MYCELIOPHTHORA LUTEA var. MAJOR.

Il a été isolé par dilution, et c'est un saprophyte assez actif. Sur gélose il ne présente pas d'affinités spéciales pour les hyphes de Psalliote Entre une colonie de cette moisissure jaune, et une colonie de Psalliote à croissance normale, il ne se produit ni inhibition, ni répulsion. La Psalliote émet des stolons dans la colonie voisine ; le protoplasme de ces hyphes isolées est altéré en quelques

jours en une masse brune. Ceci est particulièrement net si les colonies sont obtenues par ensemencement dans la masse. Le contact immédiat des deux mycéliums paraît défavorable au Champignon de couche.

Par contre, si l'on a affaire à une colonie peu vigoureuse prélevée dans une culture âgée de la variété blanche, le mycélium de la Psalliote est envahi peu à peu par son partenaire qui recouvre la colonie à la manière d'un *Trichoderma*, bien plus activement en tout cas que ne le ferait la souche (L) de *Myceliophthora lutea* type. Il en résulte un faciès rappelant celui du Vert-de-Gris, mais sans glomérules séparés.

L'agressivité de la souche diminue rapidement au fur et à mesure qu'elle tend à former de plus en plus de conidies. Il nous a été impossible de mettre en évidence la production de substances bactério- ou fongistatiques dans les milieux de culture. Dans des conditions se rapprochant davantage des conditions naturelles, c'est-à-dire sur fumier stérile, la souche paraît incapable de se développer en présence de Champignon de couche, et semble au contraire inhibée. Son rôle dans la maladie du Confetti peut être de lyser le mycélium du Champignon de couche, mais c'est une hypothèse.

Myceliophthora sp. (souche (S)).

Ensemencé sur une culture, même vigoureuse de Psalliote, cette moisissure jaune se multiplie aussitôt abondamment. Les colonies s'installent sur les hyphes dont elles provoquent la mort en une dizaine de jours. Il est cependant peu préjudiciable dans les cultures françaises, sans doute parce qu'il préfère les températures de 25 à 30°.

Nous n'avons pu mettre en évidence la production de substances fongistatiques ou fongicides, mais seulement une certaine activité très fugace contre le *Bacillus subtilis*, qui correspond à la période de croissance très brève du mycélium.

VIII. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES

De l'ensemble de nos essais relatifs à l'antagonisme, il ressort que les *Myceliophthora* du compost ne se comportent en antagonistes, d'ailleurs assez peu actifs, vis-à-vis du Champignon de couche, que si les conditions sont défavorables à sa croissance. Une exception est à noter pour la souche responsable de l'apparition du Confetti, qui paraît adaptée à se développer en commensale, particulièrement pour les variétés cultivées blanche et crème.

Nous avons pu reproduire *in vitro* les lentilles de confetti à l'aide du champignon (C) que nous avons isolé dans les formations naturelles. Mais nous n'avons pu mettre en évidence de sa part un pouvoir pathogène quelconque ou même un rôle de compétiteur vis-à-vis de la Psalliote. Cette constatation n'infirme pas l'hypothèse de l'importance du rôle des Moisissures jaunes du genre *Myceliophthora*. En effet :

1° La purification assez laborieuse de ces organismes s'accompagne, nous l'avons vu, d'une perte de pourvoir pathogène ;

2° Les conditions de culture *in vitro* doivent avoir été assez favorables au Champignon de couche ;

3° Dans la nature, la microflore associée peut jouer un rôle lytique d'appoint, ce qui nous ramène à un compromis entre les deux hypothèses possibles ;

4° L'interprétation des équilibres de flore est rendue difficile parce que les activités des microorganismes dépendent essentiellement de leur environnement.

Les tentatives d'inoculation, particulièrement sur fumier pasteurisé pourraient être continuées et amplifiées. Leur réussite serait très importante du point de vue de la lutte contre la maladie du Confetti, soit pour la prophylaxie, soit en vue de la sélection de monospores résistantes. Les expériences rapportées par Atkins (1958) montrent qu'en Angleterre aussi, la présence d'inoculum ne suffit pas ; la coïncidence accidentelle de plusieurs facteurs, dont certains pourraient dépendre du compost, paraît nécessaire.

Une méthode chimique d'étude avait été envisagée, au moins pour troubler l'apparition des faciès confetti. Un fongicide de synthèse, peu toxique pour le Champignon, n'a donné aucun espoir. D'autre part, le SO_4Cu, ayant été employé dans le compostage par Miss Gandy (1953), nous avons constaté que les souches (J) et (C), montrent *in vitro* un certain développement à 0,1 p. 100, alors que la croissance de la Psalliote est inhibée.

Nous avons dit que, pour éviter les déboires dûs au Confetti, un certain nombre de producteurs avaient adopté la technique de pasteurisation, qui s'est montré particulièrement adaptée à l'utilisation de fumiers artificiels. On peut dire que pour eux, jusqu'ici la question de la lutte contre cette maladie est résolue. Il n'en sera peut-être pas toujours ainsi, et l'adoption de cette méthode de lutte pose alors de nouveaux problèmes. De nouveaux efforts seraient donc nécessaires pour débrouiller la biologie du phénomène.

Reçu pour publication en Avril 1961.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

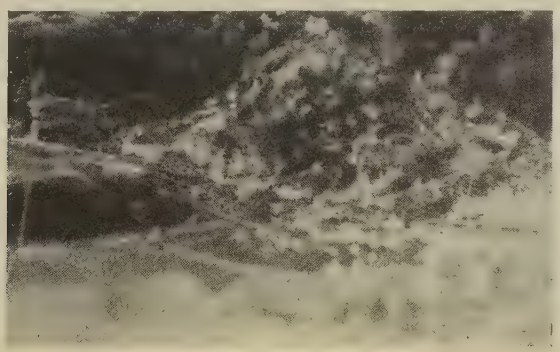
Atkins F. C., 1958. Major problems in production and merchandising faced by growers in Great-Britain. *M. G. A. Bull.*, **107**, 439-444.
Baunacke W., 1926. Gefürchtete Seuchen der Champignonzüchten. *Die kranke Pflanze*, **3**, 4, 65-68.
Borzini G., 1942. *Boll. St. z. Pat. Veg. Roma N. S.*, **22**, 131-172.
Costantin J., 1892. Sur quelques maladies du blanc de Champignon. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **114**, 849-851.
Costantin J., Matruchot L., 1894. Recherches sur le Vert-de-Gris, le Plâtre et le Chanci. *Rev. Gén. Bot.*, **6**, 289-300.
Duncan C., 1950. *Report Mushroom Research Station Yaxley Peterborough for year* 1949, 40-46.
Edwards R. L., Gandy D. G., 1954. *Report M. R. S. Yaxley Peterborough for years* 1952-1953, 38-46.
Edwards R. L., 1955. *Report M. R. S. Yaxley Peterborough for years* 1953-1954, 38-46.
Gahm O. E., 1950. Mushroom growing in the U. S. *Mushroom news*, **2**, 68-78.
Gandy D. G., 1953. Copper sulphate as a selective fungicide in composts. *M. G. A. Bull.* **43**, 225-226.
Gandy D. G., 1955. *Report M. R. S. Yaxley Pelerborough for year* 1954, 28-32.
Kligman A. M., 1950. Handbook of Mushroom Culture, 257-259, J. B.-Swayne Kenett Square, Pa.
Lam bert E. B., Ayers T. T., 1952. An improved system of mushroom culture for better control of diseases. *Plant Dis. Reporter*, **36**, 261-268.
Langeron M.,Vanbreuseghem R., 1952. *Précis de Mycologie*, 189-190, 217, Masson et C°, Paris.
Manns T. F 1947. The Vert-de-Gris disease of the cultivated mushroom occuring in the U. S. *Plant Dis. Reporter*, **21**, 11, 417-418.
Mathur R. S., 1950. Sporulation of *Colletotrichum lindemuthianum* in culture. *Phytopathology*, **40**, 104-114.
Weindling R., 1932. *Trichoderma* as a parasite of other soil fungi. *Phytopathology*, **22**, 837-845.

1

2

1 — *Myceliophthora lutea* COST et MATR. Aspect de Vert-de-Gris. Culture artificielle sur champignon. Petites colonies distinctes. × 1/2.

2 — Vert-de-Gris naturel. Mycélium de champignon encore vigoureux. × 1.



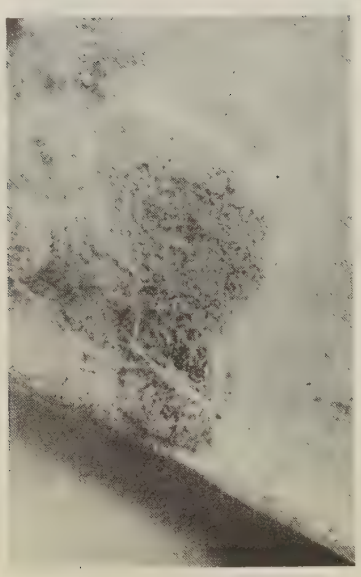
3

3 — Détail de la fig. 1.

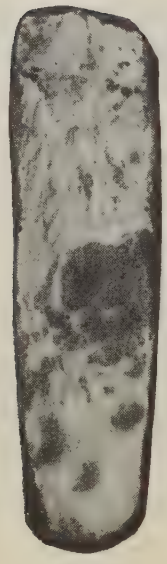
4

5

4 — 5 — Vert-de-Gris. Petites colonies distinctes. × 1.



6

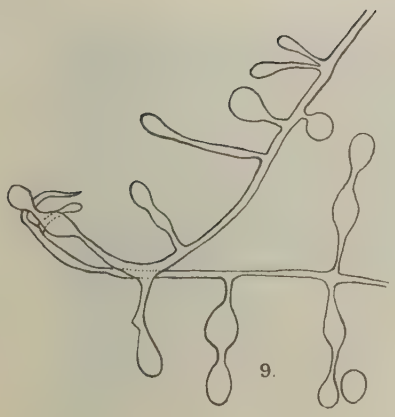


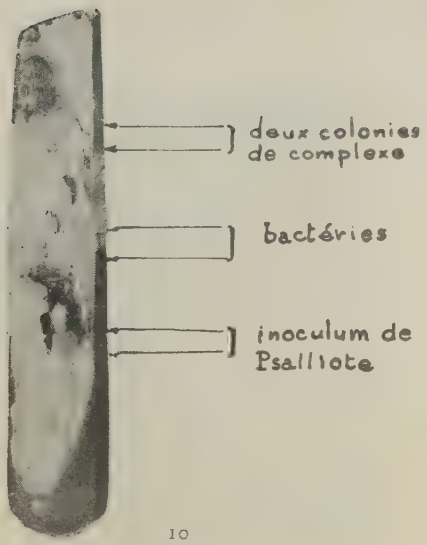
7

6 — 7 — Rapports in vitro sur gélose entre *Myceliophthora lutea* et *Psalliota hortensis*. Le plus souvent pas de zone d'inhibition.

8

8 — Zone d'inhibition autour de deux colonies de *M. lutea*.



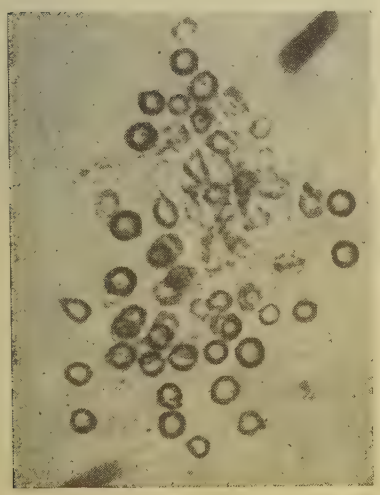


9 10

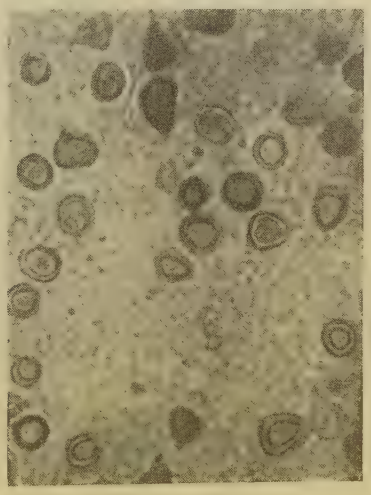
9 — *Mycéliophthora lutea.* var. *major.* Conidiophores. Copie d'une microphoto. × 1.000.
10 — Isolement sur Champignon de couche, à partir d'un Confetti. × 0,75.

11

11 — Présence de lentilles claires de " Confetti " dans le compost " T " à droite.

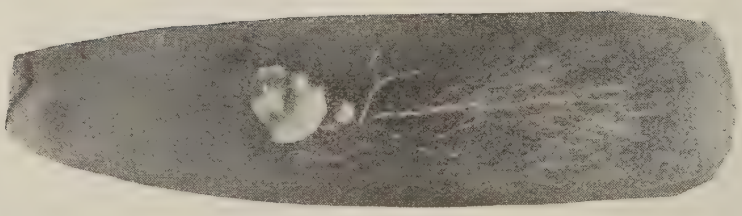


12



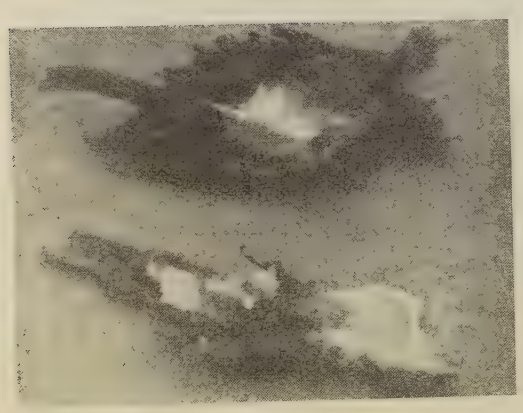
13

12 — Chlamydospores prélevées dans une lentille de " Confetti ". × 500.
13 — Chlamydospores du Myceliophthora (C), cultivées in vitro. × 1.000.

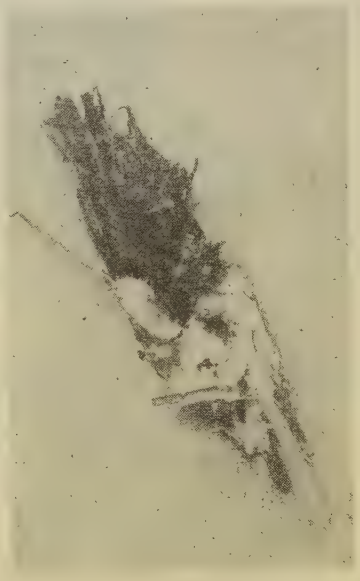


14

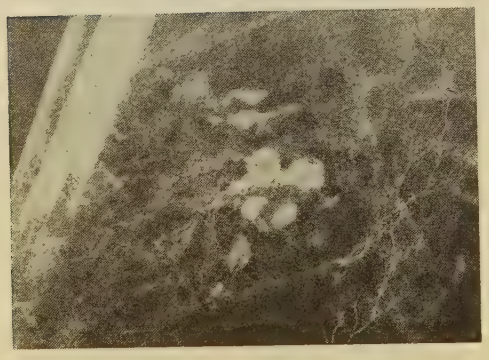
14 — Culture de complexe (C) — Psalliote sur gélose. × 1.



15



16



17

15 — 16 — 17 — Confetti artificiel. Colonies blanches de complexe ; Stolons de Psaliote. × 1.

18

19

20

21

22

18 — 19 — 20 — 21 — 22 — Taches blanches des lentilles de « confetti » sur les pailles des composts. Tendance du mycélium de Psalliote à disparaître. × 1/2.

Ann. Epiphyties, 1961, **12** (3) 243-315

RECHERCHES SUR L'HOPLOCAMPE DU POMMIER (*Hoplocampa testudinea* KLUG) MÉTHODE DE LUTTE CHIMIQUE

F. CHABOUSSOU
avec la collaboration technique de J.-P. CARLES

Station de Zoologie agricole,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Ouest, Pont de la Maye (Gironde)

PLAN DU MÉMOIRE

I. — INTRODUCTION.

II. — BIOLOGIE DE L'IMAGO ET ÉVOLUTION LARVAIRE.

1° Sorties de terre et durée du vol.
2° Ponte et parthénogénèse.
3° Incubation des œufs et évolution larvaire.

III. — DÉTERMINISME DES ATTAQUES ET SUSCEPTIBILITÉ DES VARIÉTÉS DE POMMIERS.

1° Stade phénologique de l'arbre favorable à la ponte.
2° Susceptibilité de diverses variétés de pommiers aux attaques de l'Hoplocampe.
3° « Couleurs » des fleurs et preferendum de l'Insecte.

IV. — MÉTHODE DE LUTTE CHIMIQUE.

1° Principe de la lutte.
2° Époque des traitements.
3° Essais de lutte chimique.
a) Traitements 1959
b) Traitements 1960.
4° Influence secondaire de certains produits sur la nouaison des fruits et les proliférations de Tétranyques.

V. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

I. — INTRODUCTION

Dès 1919, FEYTAUD (1921 et 1924) a pu mettre en évidence les attaques de l'Hoplocampe du Pommier (*Hoplocampa testudinea* KLUG) (fig. 1) en Gironde. Étudiant plus spécialement certaines variétés et notamment la Reinette du Canada, il signale que les dégâts occasionnés par la Tenthrède, se trouvaient même, au mois de juin, supérieurs à ceux entrainés par le Carpocapse (*Laspeyresia pomonella* L.). FEYTAUD enregistrait ainsi à Baurech (Gironde), le 3 juillet 1919, sur pommes tombées à terre dans le courant de juin : 18,6 p. 100 de fruits véreux dus à l'Hoplocampe contre 14,4 p. 100 dont le Carpocapse était responsable.

Or, au cours de ces dernières années, il semble que l'on assiste dans un certain nombre de régions françaises, à une recrudescence des attaques de l'Insecte. C'est ainsi que dans le Sud-Ouest ses dégâts ont été signalés par le Service des Avertissements agricoles de Bordeaux, successivement en 1948, en 1956 (40 à 45 p. 100 de fruits atteints sur certains arbres), enfin en 1960 où ROUSSEL et MANSENCAL (1961) indiquaient 20 à 35 p. 100 de fruits véreux suivant les vergers et les variétés.

FIG. 1. — *Couple d'*Hoplocampe testudinea KLUG.
A gauche : la femelle, *à droite :* le mâle (cliché P. Ramadier).

Il faut aussi souligner que les attaques de l'Hoplocampe peuvent parfaitement passer inaperçues auprès des praticiens qui les confondent encore trop souvent avec les premières déprédations du Carpocapse.

C'est en raison de la gravité de ces dégâts que — complétant nos recherches sur L'Hoplocampe du Prunier (*H. flava*) (CHABOUSSOU, 1946) et du Poirier (*H. brevis*) (CHABOUSSOU, 1948) nous avons conduit pendant deux ans des observations et des essais de traitements vis à vis d'*H. testudinea*. Ces travaux ont été poursuivis à l'École d'Agriculture de Saintes, dont les vergers de collection présentent cette particularité de subir des attaques renouvelées de l'Insecte, chaque année. Ce sont donc les résultats de nos recherches conduites au cours des printemps 1959 et 1960 que nous exposons dans ce travail.

II. — BIOLOGIE DE L'IMAGO ET ÉVOLUTION LARVAIRE

Dans une précédente mise au point (CHABOUSSOU, 1956) nous avons fait le bilan de nos connaissances, à l'époque ,concernant la biologie d'*H. testudinea* et les méthodes de lutte, connaissances basées notamment sur les travaux conduits en Grande-Bretagne, Hollande, Allemagne, Autriche et Italie. Aussi n'y reviendrons-nous que pour préciser certains points et confronter nos propres résultats avec ceux déjà obtenus ailleurs.

1° SORTIES DE TERRE ET DURÉE DU VOL

Les élevages ont été conduits en plaçant, en surface de pots emplis de diverses natures de sol, un certain nombre de fruits véreux récoltés sous les arbres au mois de mai. Dès leur sortie de ces jeunes pommes, les larves s'enfoncent immédiatement en terre, confectionnent leur cocon à une profondeur de 5 à 10 cm, puis demeurent en diapause au moins jusqu'au printemps suivant : fin mars-début avril. A cette époque, on enregistre journellement les sorties des imagos.

En 1959, des élevages restreints correspondant à des fruits récoltés en mai 1958, ont donné des sorties échelonnées du 31 mars au 6 avril (6 individus obtenus seulement).

En 1960, des élevages conduits à partir de fruits récoltés en mai 1959, ont été maintenus jusqu'au 2 avril à une température variant de 4 à 15°C. Dès le 4 avril, on enregistrait les premières sorties. La température se maintenant entre 14 et 17°C, les sorties se poursuivaient régulièrement selon le rythme suivant :

4 avril.....	1 femelle	3 mâles
5 —	4 —	2 —
6 —	2 —	1 —
7 —	« —	1 —

En outre, le triage de la terre des pots permettait de retrouver, outre les cocons vides, 4 cocons renfermant une larve vivante à l'intérieur : il s'agissait donc de fausses chenilles ne devant donner des imagos qu'en avril 1961 au plus tôt, et présentant une diapause d'au moins 21 mois.

Par ailleurs, les récoltes d'imagos opérées sur les arbres du 5 au 8 avril pendant la période de vol permettaient de recueillir 118 mâles et 44 femelles. Or, cette proportion ne représentait nullement le sex ratio de l'espèce, qui d'après nos élevages, est de 1 : 1. Nous noterons à ce sujet, qu'en 1937 et 1938, VELBINGER (1952) avait obtenu en élevage 65 femelles contre 16 mâles, tandis que DICKER (1954) avance, en concordance avec ces chiffres que les mâles ne représentent qu'environ 30 p. 100 de la population totale. La supériorité en mâles de nos récoltes sur fleurs de Pommier doit vraisemblablement être attribuée au fait que ces derniers se contentent de butiner et sont donc beaucoup plus aisément détectables que les femelles dont une certaine proportion est en train de pondre sur le calice et par conséquent se trouve dissimulée à l'envers de la fleur.

En résumé, nous retiendrons la coïncidence — certainement non fortuite-entre les sorties de terre des imagos de nos élevages et la présence des Insectes constatée

(1) Nous sommes heureux de remercier ici très vivement M. DESCLAUDES, Directeur de l'École d'Agriculture de Saintes, ainsi que M. CALVET, chef de pratique, qui nous ont si cordialement reçu et ont facilité nos recherches dans leur établissement.

à la même époque sur les arbres. D'après nos observations en laboratoire, un choc thermique (8 à 14°C) parait être à l'origine de ces sorties. Or, on assistait également à la même époque dans la nature, à un brusque réchauffement faisant passer la température moyenne de l'air de 10°C le 4 avril à 14,5 le 5 avril, et 15,5 le 6 avril, tandis que les températures maxima passaient de 11° à 19° et 21°C (fig. 6).

2° Ponte et parthénogénèse

Élevages d'une part, observations concernant la contamination des fleurs en verger de l'autre, nous ont permis de déterminer le processus de ponte, l'emplacement de l'œuf dans la fleur et le stade phénologique de la contamination. D'une façon générale, nos observations confirment celles de précédents chercheurs : Dicker 1954, Miles 1932, Velbinger 1952, Kearns 1934, Roberti 1948.

Fig. 2. — *Œuf d'*H. testudinea, *in situ dans une fleur de Pommier. L'épiderme, déjà déchiré par le gonflement de l'œuf au cours de son incubation, a été enlevé en partie pour montrer ce dernier). Par ailleurs : étamines et pistil ont été cisaillés.* (Cliché F. Chaboussou-Ray Delvert.)

Nous avons pu assister à divers accouplements qui durent de 6 à 7 minutes et au cours duquel le mâle bat des ailes à plusieurs reprises. Toutefois, accouplement et fécondation ne sont nullement nécessaires à la reproduction de l'Insecte. Grâce à nos élevages conduits en 1960 à partir de femelles vierges, nous avons pu confirmer en effet chez cette espèce l'existence d'une parthénogénèse facultative, déjà signalée par Velbinger 1952. Voici quelques résultats à ce sujet :

1° Mise en élevage en laboratoire le 5 avril, une femelle vierge (obtenue d'élevage) donne 6 pontes le 7 avril, 16 pontes le 9 avril, 1 ponte le 12 avril et 2 pontes le 14 avril, soit au total 25 œufs. Sur ces 25 œufs, on enregistre 18 éclosions (les œufs étaient en évolution sur des fleurs détachées dont les pédoncules plongeaient dans des petits vases emplis d'eau)

2° Avec une seconde femelle, vierge, également obtenue d'élevage, le 5 avril, on note le rythme de ponte suivant :

du 5 au 7 avril : 10 œufs — du 7 au 9 avril : 11 œufs, du 9 au 12 avril : 4 œufs, du 12 au 14 avril : 6 œufs : soit 31 œufs au total, ayant donné naissance à 10 larves.

En comparaison : des femelles élevées dès sorties de terre avec des mâles — et s'étant vraisemblablement accouplées — ont donné des nombres d'œufs analogues : soit 21 pour une femelle (8 larves obtenues). On obtient donc un nombre d'œufs au moins aussi élevé avec les femelles vierges qu'avec celles qui ont été fécondées.

Ce taux de fécondité observé est donc supérieur à celui déjà noté par VELBINGER : 13 œufs en moyenne par femelle, mais du même ordre que celui observé par DICKER (1954) : 32 et par BÖHM (1952) : 25.

FIG. 3. — *Bouquet de fleurs de Pommier. Remarquez sur le fruit noué* (*stade* I *de* Fleckinger.) *la galerie superficielle et le trou de pénétration d'une larve d'*H. tesdudinea KLUG. (Cliché F. Chaboussou.)

Le processus de ponte est analogue à celui des autres espèces d'Hoplocampes. Comme *H. flava* sur Prunier et *H. brevis* sur Poirier, l'Insecte dépose ses œufs dans le calice, c'est-à-dire dans un endroit homologue de la fleur. Grâce à sa tarière en forme de faucille dentée, la femelle pratique tout d'abord une pochette dans les tissus, l'œuf étant glissé par la suite. Toutefois — et à la différence de ce qui se passe pour les œufs d'*H. flava* et de *H. brevis* qui saillent vers l'*extérieur* de la fleur — l'œuf de *H. testudinea* est si profondément enfoncé dans les tissus qu'il se trouve finalement sous l'épiderme du réceptacle, à l'intérieur du cercle formé par les étamines et proche de la base de ces dernières (fig. 2).

De même d'ailleurs que chez les autres espèces d'Hoplocampes et chez les Tenthrèdes en général, l'œuf de *H. testudinea* grossit par osmose pendant la période d'incubation. Au moment de l'éclosion, ayant doublé de volume, il fait éclater

l'épiderme et se trouve ainsi partiellement exposé à l'air libre. Toutefois, à la différence des espèces ci-dessus déjà citées, c'est à l'intérieur du réceptacle que se passe ce phénomène. Il en résulte que l'œuf se trouve partiellement protégé des bouillies insecticides par le bloc formé par le pistil et les étamines, et parfois, si l'on attend trop longtemps pour effectuer le traitement, par la fermeture même du calice (fig. 8).

3° Incubation des œufs et évolution larvaire

En laboratoire, à une température variant entre 10 et 17° C, nous avons enregistré des durées d'incubation de 13 à 16 jours (13 jours à une moyenne de 13°). La durée d'incubation des œufs issus des femelles parthénogénétiques est d'ailleurs du même ordre que celle des œufs provenant de femelles fécondées.

A l'éclosion, la larve passe en général par dessus le calice, puis pénètre dans le jeune fruit à proximité de l'insertion des sépales en pratiquant tout d'abord une galerie superficielle sous l'épiderme (fig. 3). Cependant, seule une certaine proportion de ces fausses chenilles parvient à gagner les germes dont elles se nourrissent, les autres périssent écrasées dans leur galerie.

Fig. 4. — *Jeune pomme tombée à terre à la suite de l'attaque d'une larve d'*H. testudinea Klug. (— *Remarquer la cicatrice de la galerie superficielle et le trou de sortie, à l'emporte-pièce, de la fausse chenille* (cliché F. Chaboussou-P. Ramadier).

En 1959, la période des éclosions s'est échelonnée dans la nature, du 25 avril au 3 mai. Les premières galeries étaient décelées sur les jeunes fruits (*Reinette du Canada*) dès le 28 avril, tandis qu'on notait les premiers changements de fruits le 3 mai. Toujours la même année, grâce à des observations conduites en verger sur un certain nombre de fruits dont l'attaque avait été répérée au préalable, nous avons pu suivre

l'évolution larvaire d'*H. testudinea* sur *Reinette du Canada*. Les exuvies retrouvées dans les galeries ont permis de situer aux alentours du 2 mai, le passage des premières larves du 2e au 3e stade, en même temps qu'on relevait les premiers changements de fruits. Les mues se poursuivaient du 3 au 5 mai. A cette même époque, on notait pour certaines larves, les attaques d'un troisième et même d'un quatrième fruit. On relevait de la même façon, le passage du 3e au 4e stade du 6 au 9 mai. Du 19 au 21 mai enfin, on constatait encore l'attaque de nouveaux fruits par les dernières larves en évolution.

En 1960, les observations conduites tant sur *Reinette du Canada* que sur *Reinette grise de Saintonge*, à partir d'un certain nombre de fleurs ayant reçu des pontes, ont permis d'établir que 50 p. 100 des larves environ changent une fois de fruits, l'autre moitié changeant deux fois. Ainsi : une même larve attaque 2 à 3 fruits au cours de son développement (2,5 en moyenne).

En résumé, : la période des dégâts s'étend d'ordinaire pendant environ quatre semaines après le début des éclosions, la chute des fruits attaqués (fig. 4.) se produisant en général du 15 au 25 mai dans le Sud-Ouest de la France. La précocité même de cette chute devrait d'ailleurs mettre en éveil les praticiens et leur permettre de ne pas confondre les dégâts de l'Hoplocampe avec ceux du Carpocapse (*Laspeyresia pomonella L.*) dont c'est à peine l'époque des premières contaminations.

III. — DÉTERMINISME DES ATTAQUES ET SUSCEPTIBILITÉ DES VARIÉTÉS DE POMMIERS

1° Stade phénologique du pommier favorable a la ponte

Massee (1957) a signalé que sur *Worcester Pearmain*, l'une des variétés les plus attaquées en Grande-Bretagne, la ponte de l'Insecte peut parfois s'opérer dès le stade du bouton rose. De son côté, Kearns (1934) indique que dans quelques cas très rares, et notamment par temps chaud et lourd, le dépôt des œufs peut encore intervenir après la chute des pétales. Toutefois nos observations s'accordent avec celles de la plupart des auteurs : Dicker (1954), Velbinger, 1952, et Miles 1932) : à savoir que *H. testudinea* ne dépose guère ses œufs que sur la fleur épanouie, la ponte ne se poursuivant pas en général au delà de la chute des pétales.

Le 22 avril 1960 en effet : soit bien au-delà du terme de la période de contamination, on notait les pourcentages suivants de fleurs atteintes :

Reinette de Saintonge, souche E : 16 p. 100 ;
Reinette de Saintonge, souche B : 11 p. 100 ;
Canada blanc..... : 4 p. 100.

Or ces chiffres sont précisément sensiblement proportionnels à la durée des stades de la floraison générale : F2-F4 des différentes variétés, soit dans les rapports des longueurs A-D, B-D, et C-D du graphique de la figure 5.

Les contaminations de ces variétés les plus fréquemment attaquées à l'Ecole d'Agriculture de Saintes confirment donc le stade F2-F4 de la floraison générale comme stade phénologique de l'arbre susceptible aux attaques.

Or cette préférence de l'Insecte pour la fleur épanouie en ce qui concerne le dépôt des œufs peut être à l'origine d'une certaine disparité dans les contaminations *selon la situation de la fleur dans le bouquet floral*. En 1959 par exemple, les variétés *Reinette de Saintonge* et *Reinette du Canada* présentaient d'importantes différences dans les

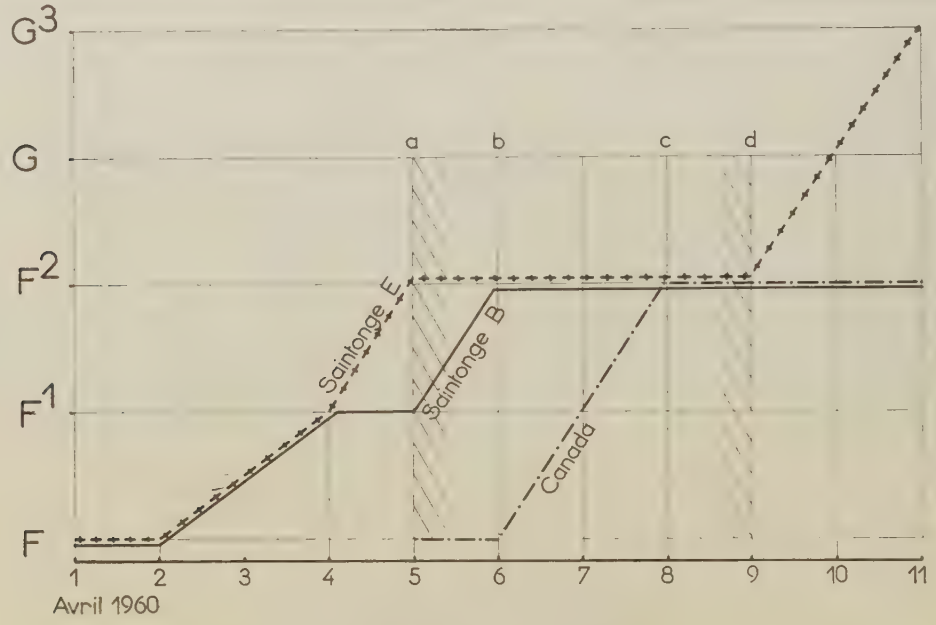


FIG. 5. — *Phénologie de 3 variétés de Pommier au verger de l'École d'Agriculture de Saintes en 1960 et périodes de vol des Hoplocampes.*

attaques suivant qu'il s'agissait des fleurs centrales, plus précoces, ou bien des fleurs périphériques, légèrement plus tardives (1). Le tableau 1 donne le détail des observations : il montre notamment que, sur *Reinette du Canada* les fleurs centrales ont présenté un pourcentage d'attaques 3 fois plus élevé que les fleurs périphériques. (A l'époque de nos comptages, les fleurs les plus avancées se trouvaient au stade i de la nouaison, la variété *Reinette de Saintonge* étant la plus précoce).

TABLEAU I

Contamination des fleurs selon la position dans le bouquet floral sur deux variétés — Saintes 27 avril 1959

Variété et stade des fleurs avancées	Stade des fleurs examinées	Nombre de fleurs examinées	Nombre de pontes trouvées	Pourcentage de fleurs attaquées	Pourcentage d'éclosions des œufs
Reinette de Saintonge (I)...	H	200	11	5,5	63
Reinette du Canada (I)...	H	127	7	6,5	40
	I	80	11	18	86

Sur l'une et l'autre variété, on retrouve donc sensiblement le même pourcentage de pontes sur les fleurs périphériques (stade H) ces dernières étant d'ailleurs destinées à la chute physiologique.

(1) Il est toutefois possible qu'un facteur autre que la précocité des fleurs centrales puisse intervenir dans le choix de l'Insecte pour la ponte.

En 1960, des relevés systématiques échelonnés du 6 au 19 avril sur les deux clones de *Reinette de Saintonge* et sur *Reinette du Canada*, ont donné les résultats mentionnés dans le tableau 2.

TABLEAU 2

Contamination de trois variétés de Pommier par H. testudinea *en fonction de la position de la fleur dans le bouquet*
Ecole d'Agriculture de Saintes — Examen du 6 au 19 avril 1960.

Reinette de Saintonge E			Reinette de Saintonge B			Reinette du Canada		
fleurs	pontes	% pontes	fleurs	pontes	% pontes	fleurs	pontes	% pontes
centrales 175	47	26,8	centrales 150	14	6,3	centrales 200	15	7,5
pourtour 175	22	12,5	pourtour 150	16	10,6	pourtour 200	3	1,5

Ainsi : le pourcentage de contamination des fleurs centrales s'est montré 5 fois plus élevé que celui des fleurs périphériques chez la variété *Reinette du Canada* tandis qu'il l'était 2 fois plus sur le clone *Reinette de Saintonge E.* Cependant le clone *Saintonge B* a présenté des contaminations sensiblement du même ordre sur les deux catégories de fleurs.

Nous devons immédiatement souligner — quitte à y revenir par la suite — que cette disparité dans l'importance de la contamination suivant la position de la fleur dans le bouquet floral entraine automatiquement des différences dans l'évolution larvaire. Et tout d'abord : pontes et éclosions étant plus précoces sur les fleurs centrales, on devra en tenir le plus grand compte pour la dé termination de l'époque du traitement insecticide.

Par ailleurs : on pourrait penser que la contamination des fleurs périphériques du bouquet ne saurait guère avoir d'importance au point de vue économique puisque ces dernières sont destinées à une chute prématurée. En fait, il s'avère que dans un certain nombre de cas, les larves issues de ces œufs délaissent les fleurs non alimentées, et viennent grossir les attaques sur les jeunes fruits à peine formés provenant des fleurs centrales. Ces derniers, déjà nettement plus contaminés à l'origine, voient donc les attaques se concentrer sur eux.

2° Susceptibilité aux attaques d'H. testudinea de diverses variétés de pommiers cultivés dans les vergers de l'École d'Agriculture de Saintes.

La ponte étant, comme nous l'avons vu, sous l'étroite dépendance de la floraison, puisqu'elle n'a lieu que sur la fleur épanouie, il serait du plus haut intérêt de pouvoir faire correspondre l'époque du vol des Hoplocampes avec celui de la floraison générale (F2-F4 de Fleckinger) de telle ou telle variété.

C'est ainsi que Dicker (1954) note que le vol se produit d'ordinaire en même temps que la floraison de la variété *Worcester Pearmain.* De son côté, Massee (1959) considère de même *H. testudinea* comme l'insecte dont l'apparition est la plus régulière et survenant en particulier lorsque sont en fleurs les variétés suivantes : *Worcester Pearmain, Cox's Orange Pippin, Laxton's Superb, James Grieve et Beauty of Bath.*

Or, on a pu noter à la Grande Ferrade (1) la concordance de floraison de ces variétés avec les variétés suivantes : *Stayman Red*, *Richard Delicious*, *Golden Delicious*, *Reinette grise de Saintonge* (vraie), les variétés: *Reinette du Canada* (gris), *Reinette de Caux*, *Calville Blanc* et surtout *Winter banana* sont légèrement plus précoces ; néanmoins, leurs périodes de floraison chevauche avec celles des variétés précédentes. Il existe du reste entre ces variétés, un léger décalage dans la floraison que nous avons pu noter nous-mêmes à Saintes en 1960 (fig. 6.).

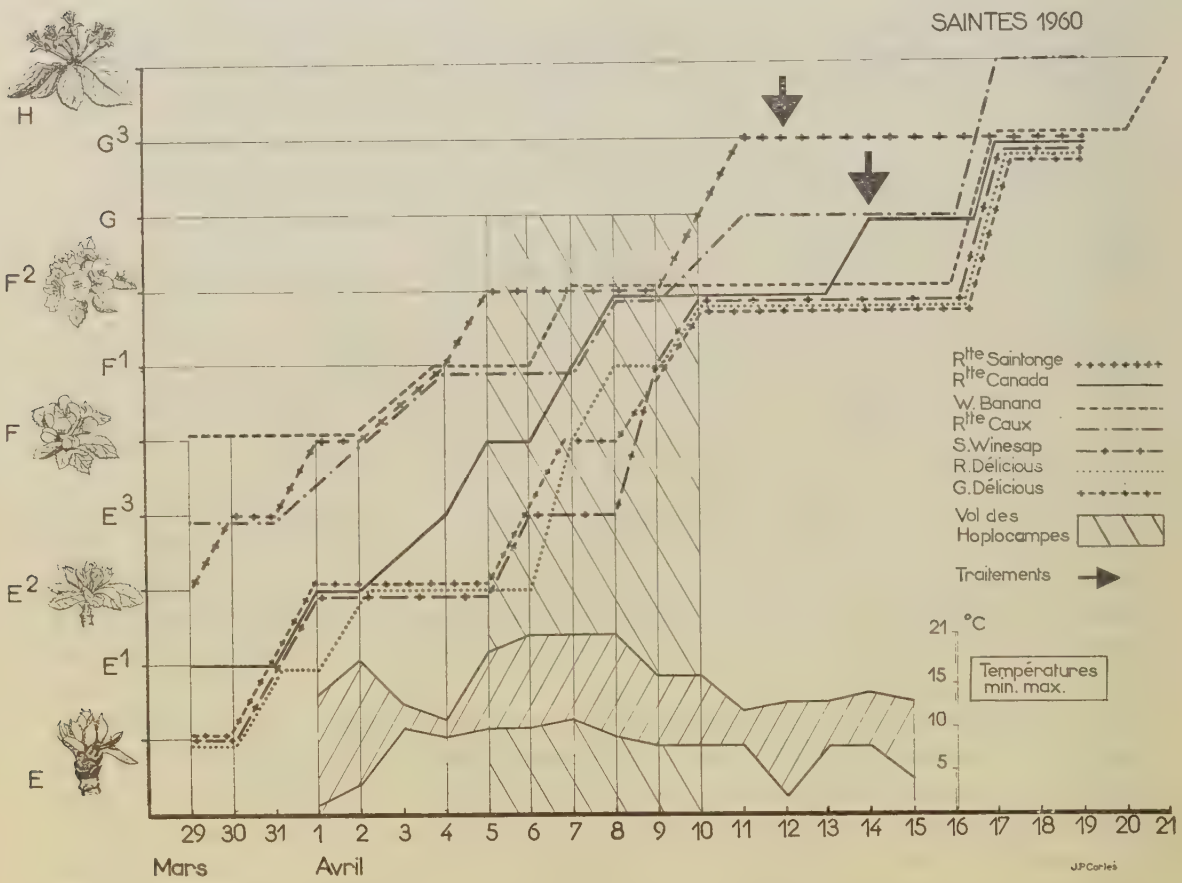


FIG. 6. — *Graphique donnant pour 1960, à l'École d'Agriculture de Saintes, l'évolution de la phénologie de diverses variétés de pommiers, la période de vol des Hoplocampes, ainsi que les températures maxima et minima sous abri pour la période du 1er au 15 avril et les époques des interventions insecticides.*

Le graphique de la figure 6 donne à la fois : l'évolution phénologique des différentes variétés, l'époque du vol des Insectes (partie hachurée entre le 5 et le 10 avril) — et correspondant à peu de chose près, avec celle de la contamination — enfin l'allure des températures maxima et minima sous abri au cours de la période du 1er au 15 juin. Les flèches verticales indiquent les dates des essais de traitements chimiques.

Nous précisons que les stades phénologiques mentionnés dans ce graphique correspondent aux notations de FLECKINGER (1948) et dont nous avons d'ailleurs reproduit les dessins en ce qui concerne les stades : E, E2, F, F2, et H. Bref, les caractéristiques des stades sont les suivantes :

(1) Relevés effectués par la Station d'Arboriculture fruitière. Nous sommes heureux de remercier ici MM. RÉMY, BERNHARD et MARENAUD pour les résultats qu'ils nous ont aimablement communiqués à ce sujet.

E 1 : 75 p. 100 de fleurs au stade du *bouton rose* ;
E 2 : 100 p. 100 de fleurs au stade du *bouton rose* ;
E 3 : stade du *gros bouton blanc* pour l'ensemble du bouquet floral ;
F : une fleur ouverte dans l'inflorescence (fleur centrale) ;
F 1 : 75 p. 100 de fleurs ouvertes ;
F 2 : 100 p. 100 de fleurs ouvertes, floraison générale.
G : chute du premier pétale ;
G 3 : 75 p. 100 de la chute des pétales ;
H : 100 p. 100 de la chute des pétales.

L'examen de ce graphique permet de se rendre compte immédiatement que certaines variétés — dans ce cas plus tardives — ont présenté leur stade de contamination F2 en dehors de la période de vol des Hoplocampes. C'est d'ailleurs la principale raison pour laquelle elles ont pu échapper en grande partie aux attaques. Voici en effet l'ordre de contamination de quelques variétés :

— *Reinette de Saintonge* : 16 à 20 p. 100 de pontes ;
— *Reinette du Canada* : 4 à 5 p. 100 ;
— *Red Delicious* : 1,7 p. 100 ;
— *Golden Delicious* : 2 p. 100 ;

(Pour des raisons matérielles, nous n'avons pu effectuer de relevés de contaminations ni sur *Stayman Winesap*, ni sur *Winter Banana*).

Par ailleurs, on doit aussi remarquer que la phénologie des arbres dépend non seulement de la variété considérée et des conditions climatiques de l'année mais aussi d'un certain nombre de facteurs tels que le clone même, la nature du porte-greffe, le terrain, l'importance de la floraison et l'âge des arbres. Toutefois, l'ordre de floraison des variétés est sensiblement identique quel que soit le biotope. C'est ainsi qu'à la Grande Ferrade comme à Saintes, on notait en 1960, le même ordre de précocité décroissante : *Reinette de Saintonge, Winter banana, Reinette du Canada, Reinette de Caux.*

Par ailleurs, à la Grande Ferrade, on enregistrait la floraison simultanée de : *Richard Delicious, Stayman Red, Golden Delicious* avec les variétés anglaises : *Cox-Orange Pippin, Lexton's Superb et Worcester Pearmain.* Il est d'autre part intéressant de noter que ces variétés, dont la floraison coïncide pour la Grande-Bretagne tout au moins, avec le vol des Hoplocampes, ont présenté un décalage de 5 jours par rapport à la *Reinette du Canada* et 10 jours par rapport à la *Reinette grise de Saintonge* (souche : École d'Agriculture de Saintes).

Par suite de la multiplication des facteurs pouvant influer sur la floraison d'une part et dans une moindre mesure peut-être, sur les sorties des Hoplocampes d'autre part, il est difficile de pouvoir tirer une loi générale concernant la sensibilité à l'Hoplocampe d'une variété donnée. Comme le souligne d'ailleurs SOENEN (1951),elle varie d'année en année et diffère selon les biotopes envisagés.

Cependant, parmi les variétés les plus couramment attaquées dans la région du Sud-Ouest, nous signalerons particulièrement : *Reinette du Canada, Winter Banana, Reinette grise de Saintonge, Golden Delicious.* Or bien que pouvant présenter quelques jours de décalage dans la floraison, comme nous l'avons vu plus haut, on peut remarquer que ces variétés fleurissent cependant presque à la même époque chaque année. C'est pour cette raison, semble-t-il, que les risques d'être atteintes sont plus grands odur ces variétés.

3° Couleur des fleurs et préférendum de l'insecte

D'après un certain nombre de constatations, toutefois, il semble que la période de floraison de la variété en rapport avec celle du vol des Insectes ne soit pas le seul facteur de contamination par l'Hoplocampe. C'est ainsi qu'à Saintes, en 1960 et d'après certaines observations conduites sur fruits véreux, la *Winter banana* a été beaucoup moins attaquée que la *Reinette de Saintonge*, plantée à côté dans le même verger. Or ces deux variétés avaient cependant présenté un stade de contamination d'une assez longue durée, et presque du même ordre pendant la période de vol des Hoplocampes.

D'autres facteurs que la phénologie des arbres paraissent donc intervenir en ce qui concerne la susceptibilité de telle ou telle variété aux attaques de l'Insecte. Or l'un d'entre eux paraît être la préférence de l'Hoplocampe pour certaines couleurs de fleurs. Au cours de nos observations auxquelles nous venons de faire allusion, nous avons pu ainsi constater que les fleurs d'une rangée de *Reinette de Saintonge* étaient beaucoup plus visitées par les Hoplocampes que les rangées immédiatement voisines de *Winter Banana*, pourtant parvenues, comme la première variété, au même stade susceptible de la pleine floraison. Or, même pour l'œil humain les fleurs de *Reinette de Saintonge* présentent un éclat nettement supérieur à celui de la variété *Winter Banana* et en tous cas *d'un autre ordre*. Dans le même ordre d'idées, nous rappellerons que Massee a noté une préférence d'*H. testudinea* pour les variétés à fleurs blanches par rapport à celles dont les pétales sont colorés.

A ce sujet, nous avons conduit en 1960, en laboratoire des essais de contamination en proposant en concurrence aux Insectes deux variétés au même stade de la pleine floraison, mais dont l'une était blanche — ou tout au moins très peu colorée : la *Reinette de Saintonge*, et dont la seconde un hybride : H 257 n° 3 présentait des pétales franchement carmins.

Dans une première expérience : trois couples capturés dans la nature furent placés en présence de deux rameaux, l'un de *Reinette de Saintonge*, l'autre de l'hybride. Au bout de 6 jours, tous les insectes étant morts, on relevait 11 pontes sur *Reinette de Saintonge* et 0 sur les fleurs carmin de l'hybride.

Dans un second essai : trois couples, également capturés au dehors, furent placés dans des conditions identiques : au bout de 8 jours, on recueillait 5 pontes sur les fleurs de *Reinette de Saintonge* contre 0 sur l'hybride.

Une troisième et quatrième expériences étaient conduites :

— uniquement en présence de fleurs carmin : 3 couples donnaient 6 pontes au bout de 8 jours.

— uniquement en présence de fleurs *Reinette de Saintonge*, 3 couples (toujours pris dans la nature) donnaient 10 pontes.

Bref, il semble que l'on puisse effectivement conclure à la préférence de l'Insecte pour les variétés à fleurs blanches — ou tout au moins certaines d'entre elles. A défaut toutefois, les Hoplocampes peuvent parfaitement pondre sur les variétés à fleurs colorées et comme l'avait d'ailleurs déjà noté Massee.

Par ailleurs, si l'on interpole aux Hoplocampes ce que l'on sait de la sensibilité des Abeilles au diverses radiations de la lumière, les fleurs blanches doivent, selon les variétés, paraître diversement colorées pour ces insectes. Selon leur nature en effet, les pétales absorberont de diverses façons les rayons ultra-violets — perçus comme on sait par les Abeilles. Ainsi s'expliqueraient les différences dans l'attirance

des fleurs si l'on admet que les Hoplocampes aient un comportement analogue à celui des Abeilles.

Nous croyons intéressant de mentionner à ce sujet plusieurs expériences que nous avons conduites au moyen d'un certain nombre d'imagos d'*H. testudinea*. Mis en présence d'un spectre solaire très court — de 7 à 8 cm — et couvrant à peine deux fleurs de Pommier : au bout de 2 à 3 minutes, les insectes se rassemblent toujours dans la partie violette du spectre, quelques rares individus se plaçant dans le vert ou dans le bleu. Tout se passe en somme comme si les Hoplocampes fuyaient les couleurs chaudes : jaune, orangé et rouge pour se localiser dans les bleus et surtout le violet.

Nous rappellerons à ce sujet que Heintz (1959) a pu mettre en évidence chez l'Abeille deux maxima dans la courbe de sensibilité spectrale : l'un dans le visible vers 550 $m\mu$ (soit dans le vert-jaune), l'autre dans l'ultra violet vers 365 $m\mu$, ce dernier étant environ deux fois plus intense que le premier. Par ailleurs, les travaux de Von Frisch (1956) sur l'Abeille ont également montré que cette dernière présente une cécité au rouge, ne visitant notamment les Coquelicots que parce que ceux-ci réfléchissent aussi les radiations ultra-violettes ; on sait qu'il en est de même chez les Bourdons. Un phénomène analogue paraît donc intervenir chez les Hoplocampes et peut-être même est-il général chez tous les Hyménoptères — avec vraisemblablement cependant certaines différences dans la sensibilité aux diverses radiations selon les divers ordres.

Et c'est pourquoi, indépendamment de l'époque de la floraison, les recherches ultérieures concernant les facteurs de susceptibilité des diverses variétés de Pommier aux attaques de *H. testudinea*, devront également porter sur la préférence de l'Insecte en fonction de la nature des radiations réfléchies par les pétales.

Pour nous résumer, la susceptibilité des variétés aux attaques de l'Insecte paraît fonction notamment :

1° de l'époque de sortie de terre et du vol des Hoplocampes par rapport à celle de la floraison et notamment du stade phénologique susceptible : F2-F4.

2° des conditions climatiques régnant au moment des éventuelles contaminations et notamment de la température qui, trop basse ($< 10°$ C) peut entraver la ponte.

3° du preferendum de l'Insecte pour certaines couleurs des fleurs, c'est-à-dire, plus exactement, de la nature des radiations réfléchies par les pétales.

L'ensemble de ces différents facteurs permettrait d'expliquer ce fait constaté par plusieurs auteurs : que la contamination des variétés est variable suivant l'année considérée et également selon les biotopes. Cette disparité proviendrait le plus souvent du premier facteur. Or, comme l'ont fait remarquer Kuenen et de Vrie. alors que la sortie de terre des insectes dépend de la température du sol, celle de la floraison des arbres l'est avant tout de celle de l'air. C'est donc seulement grâce à des observations échelonnées sur plusieurs années que l'on pourra avoir une idée des dangers que peut courir telle ou telle variété, en fonction des conditions météorologiques d'un printemps donné.

Il faudra tenir compte aussi d'autre part, que la floraison dépend elle-même, comme nous l'avons souligné plus haut, d'un certain nombre de facteurs et notamment du terrain, du porte-greffe, de l'âge des arbres et voire même — ainsi que nous avons pu le constater pour la *Reinette de Saintonge* — du clône en question.

Enfin, entre deux variétés en concurrence au même stade réceptif de la pleine

floraison, l'Insecte choisira préférentiellement l'une d'elles en fonction de son attirance pour une certaine « couleur » de fleurs. Toutefois, le fait que l'Insecte pond à un stade phénologique bien déterminé, nous permet de placer convenablement — et efficacement, comme on va le voir, — l'intervention insecticide.

IV. — MÉTHODE DE LUTTE CHIMIQUE

1° Principe de la lutte

Comme vis à vis des deux autres espèces d'Hoplocampes nuisibles : *H. flava* sur Prunier et *H. brevis* sur Poirier, il s'agit de détruire les œufs ou plus exactement les jeunes larves au moment de l'éclosion. Nous rappellerons en effet que parmi les insecticides valables contre les Hoplocampes, seuls les *produits roténonés* sont véritablement ovicides, les autres, tels que le *parathion*, le *lindane* ou l'*HCH*, le *démétonméthyl*, sont plus précisément larvicides à l'éclosion ou encore ovo-larvicides, c'est-à-dire n'agissent sur la jeune larve qu'au moment où celle-ci attaque le chorion pour s'évader de l'œuf (Chaboussou et Lavaur (1946) Chaboussou (1948)).

2° Époque des traitements

L'époque des interventions chimiques devra donc être basée sur celle des premières éclosions. Or, la ponte s'opérant sur la fleur épanouie : soit au stade F2 de

Fig. 7. — *Stade G3 de l'ensemble de l'arbre correspondant au stade H. des fleurs centrales du bouquet : époque des traitements insecticides.*

Fleckinger, il est donc possible de lier la période des premières éclosions à un stade phénologique de l'arbre bien déterminé. L'incubation des œufs durant de 12 à 14 jours, les premières éclosions surviennent en effet au stade *H des fleurs les plus avancées*.

Il s'agit donc, comme nous l'avons vu, des fleurs centrales du bouquet floral qui, non seulement sont les plus précoces mais aussi les plus fréquemment contaminées.

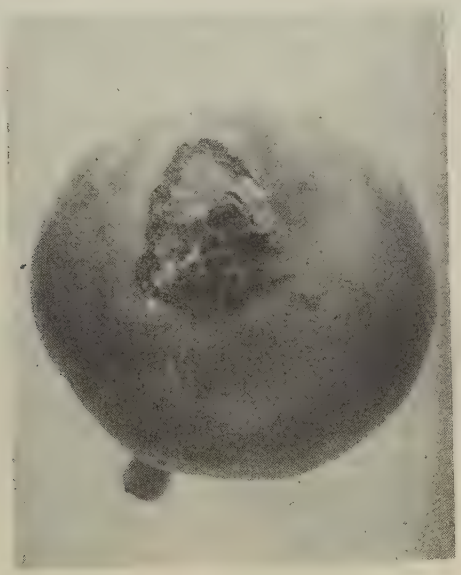


Fig. 8 et 9. — *Tares sur pommes à la récolte provoquées par les galeries superficielles des larves d'*H. testudinea (*Saint-Étienne de Fougères* (*Lot-et-Gne*), 1944, *et Langoiran* (*Gironde*) 1950). (cliché F. Chaboussou P. Ramadier.)

Il y a lieu de préciser que ce stade H des fleurs les plus avancées correspond aux stades G2-G3 de l'ensemble des fleurs, soit environ 50 p. 100 de la chute des pétales (fig. 7). Si, comme nous l'avons fait en 1959, l'on attendait pour traiter le stade de la chute

complète des pétales, on serait effectivement au stade H pour les fleurs les plus tardives — et dont la majorité est d'ailleurs destinée à la chute physiologique — mais on se trouverait aussi presque au stade I pour les fleurs centrales. Or, à cette époque les éclosions auraient déjà débuté sur ces fleurs, et les jeunes larves auraient déjà commencé à creuser leurs galeries (fig. 3).

Certes, grâce à leur action en profondeur, et comme nous avons pu en faire l'expérience en 1959, les produits ordinairement utilisés sont parfaitement à même de détruire les larves dans leurs cheminements sous-épidermiques. Toutefois, un certain nombre de cicatrices ne manqueraient pas de subsister en surface du fruit, entraînant par conséquent la présence de tares, nettement préjudiciables à la présentation et à la qualité de la récolte (fig. 9 et 10).

FIG. 10. — *Stade* H. *du pommier. Remarquer la fermeture du calice de la fleur centrale, faisant obstacle à la bouillie insecticide. En outre : à cette époque,* 60 *à* 80 *p.* 100 *des éclosions sont déjà effectuées et il est déjà trop tard pour traiter* (cliché F. Chaboussou).

Au surplus : à cette époque tardive de la chute totale des pétales pour l'ensemble de l'arbre, chez certaines variétés de Pommier, la fermeture du calice s'est déjà opérée sur les fleurs centrales (fig. 10). Aussi, étamines et sépales forment-ils à cette époque, un sérieux obstacle à une pénétration convenable de la bouillie insecticide jusqu'à l'œuf, situé comme nous l'avons vu sous l'épiderme, à la base des étamines (fig. 2).

Pour toutes ces raisons : les traitements effectués trop tardivement ne peuvent donner que des résultats partiels, ainsi que nous avons pu nous en rendre compte au cours de nos essais de 1959. Par contre, en avançant l'époque d'intervention, nous avons pu obtenir en 1960 et comme nous allons le voir maintenant, une totale efficacité, c'est-à-dire non seulement l'obtention de fruits non véreux, mais aussi ne présentant en surface aucune espèce de « tare ».

3° Essais de lutte chimique

a) *Traitements* 1959

Les essais ont eu lieu sur deux variétés : *Reinette de Saintonge* d'une part, et *Reinette du Canada* d'autre part, toutes deux conduites en haie fruitière, le traitement a eu lieu le 28 avril, à une époque où les fleurs centrales se trouvaient déjà au stade i et où 85 p. 100 des œufs étaient déjà éclos.

— sur *Reinette de Saintonge*, deux produits ont été essayés sur 12 arbres chacun (6 × 2) : *oléoparathion* à 15 g PA/hl et *lindane* à 15 g PA/hl également. 12 arbres (6 × 2) intercalés servaient de témoins.

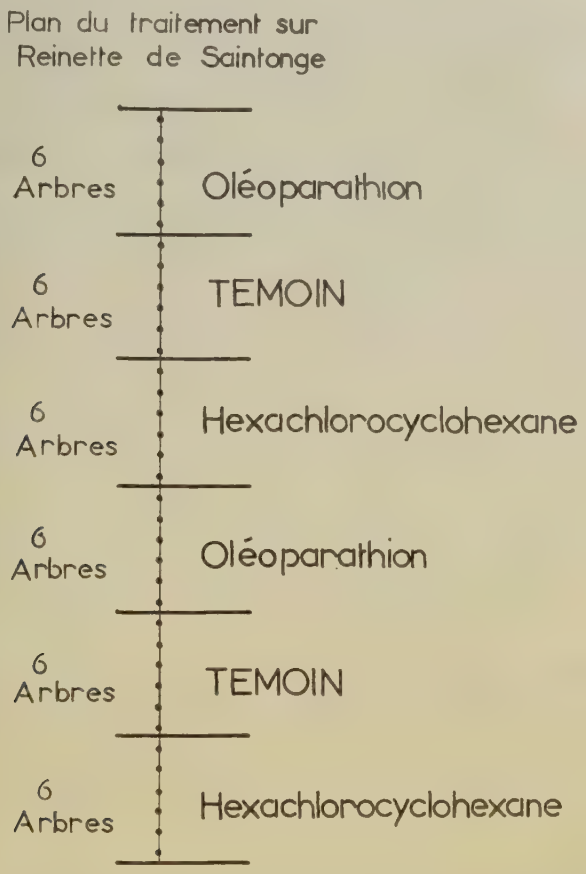


Fig. 11. — *Disposition des essais de traitements contre* H. testudinea en 1959 *sur Reinette de Saintonge (Verger de l'École d'Agriculture de Saintes).*

— sur *Reinette du Canada* (blanc) : outre les deux produits précédents employés aux mêmes doses (1), nous avons également essayé le *déméton-méthyl* 1 à 25 g PA/hl. On a procédé à 3 répétitions sur 6 arbres pour chacun des trois produits, soit 18 arbres par produit, avec intercalation de deux séries de 6 arbres conservées comme témoins.

Les traitements ont été soigneusement conduits au moyen d'un appareil à dos type Pulvorex, et à raison de 7 litres pour 12 arbres pour la variété *Reinette de Saintonge*, et 15 litres pour 12 arbres pour *Reinette du Canada*, dont les sujets étaient plus développés.

(1) Il s'agissait toutefois d'une spécialité différente à base de lindane.

Résultats. — Une première série d'observations a été conduite le 2 mai, soit 4 jours seulement après le traitement. Elle a donné les résultats exprimés dans le tableau 3.

Nous devons préciser qu'un certain nombre de fruits sur lesquels les larves avaient été retrouvées mortes ou bien avaient disparu parce que détruites plus précocement, portaient cependant des galeries en surface, les fausses chenilles ayant été anéanties quelques jours seulement après l'éclosion (fig. 3).

TABLEAU 3

Efficacité de différents produits vis-à-vis des larves et des œufs de H. tesdudinea KLUG

Variété traitée	Produit utilisé	Dose PA/hl	Nbr. de fruits exam.	Fruits contaminés	Larves non retrouvées	Larves mortes	Œufs ou larves vivants	Poucentage mortalité larvaire
Reinette du Canada	déméton métyl I	25 g	120	22	9	12	1 œuf	100
id.	0 léoparathion	15 g	120	9	2	5	2 œufs	100
id.	lindane I	15 g	120	22	5	13	2 œufs 2 larves	86
id.	parathion méthyl	15 g	120	18	7	11	0	100
Reinette de Saintonge	lindane II	15 g	120	22	11	11	0	100
id.	0 léoparathion	15 g	120	37	11	26	0	100

C'est ce qui explique qu'au cours d'examens ultérieurs effectués le 19 mai, nous trouvions des traces de galeries superficielles sur tous les fruits, même sur ceux traités avec les meilleurs produits : on relevait ainsi 2 à 5 p. 100 de fruits « tarés » (fig. 9 et 10). De tels dommages ne se retrouveront pas dans nos essais de 1960, où compte tenu de l'expérience de 1959, nous avions placé la pulvérisation plus tôt par rapport à la phénologie de l'arbre : soit au stade de 50 p. 100 de la chute des pétales et à une époque où les éclosions commençaient à peine (fig. 7).

Au sujet des résultats de 1959, nous devons aussi indiquer que le fait de retrouver les *œufs vivants* — c'est-à-dire d'apercevoir la larve en train de se mouvoir à l'intérieur — n'implique nullement un échec du produit. Comme nous l'avons indiqué plus haut en effet, les insecticides utilisés tels que le parathion ou le lindane, ne sont nullement ovicides, mais plus exactement ovolarvicides, c'est-à-dire qu'ils détruisent la larve au moment où celle-ci attaque le chorion en cherchant à s'évader de l'œuf.

En résumé, mise à part une ancienne spécialité à base de lindane ayant montré une moins bonne efficacité, retenons les excellents résultats obtenus avec le *déméton méthylé*, l'*oléoparathion* et la seconde spécialité à base de *lindane*. Ces résultats ont d'ailleurs été amplement confirmés par nos essais de 1960 que nous allons examiner maintenant.

b) *Traitements* 1960

Le traitement a été conduit sur les mêmes pommiers en cordon de variété *Reinette de Saintonge*, le 12 avril, et *Reinette du Canada* le 14 avril. Les arbres se trouvaient au stade G3 de FLECKINGER (fig. 7). soit à 50 p. 100 de la chute des pétales, ce qui correspondait au stade H pour les fleurs centrales les plus avancées.

Deux produits seulement ont été essayés : le *parathion-éthyl* et le *lindane*, tous deux à 15 g PA/hl et à raison de 0,55 litre de bouillie par arbre ; la pulvérisation étant conduite au moyen d'un appareil à dos Vermorel. Trois séries de 6 arbres ont été traitées par produit avec également quatre séries de 6 arbres comme témoins pour *Reinette du Canada*, deux séries pour *Reinette de Saintonge*.

Conduits le 28 mai, les comptages ont donné les résultats mentionnés dans le tableau 4.

TABLEAU 4

Résultats des traitements contre H. testudinea — *Essais* 1960 — *École d'Agriculture de Saintes.*

produits ou témoins	Nombre d'arbres	Fruits sains	Fruits véreux	Pourcentage fruits attaqués	Efficacité abott
		Reinette du Canada			
parathion-éthyl (15gPA/hl)	18	1723	19	1 %	80
lindane (15gPA/hl)	18	1825	3	0,2 %	96
témoins	24	2352	131	5 %	—
		Reinette de Saintonge			
parathion-éthyl (15gPA/hl)	6	203	1	0,4 %	95,5
lindane (15gPA/hl)	6	225	0	0	100
témoins	12	328	30	9	

En résumé : malgré les attaques relativement faibles enregistrées sur témoins, les résultats de 1960 confirment pleinement ceux de 1959 en ce qui concerne l'efficacité des produits. Par ailleurs, en choisissant pour l'époque d'intervention le stade G3 de 50 p. 100 de la chute des pétales, on intervient avant la naissance des larves et on évite ainsi toute détérioration des fruits par d'éventuels débuts de galeries larvaires.

4° INFLUENCE SECONDAIRE DES PRODUITS SUR LA NOUAISON DES FRUITS ET LES PROLIFÉRATIONS DE TÉTRANYQUES

BARLOW, DICKER et BRIGGS (1954) ont déjà signalé qu'en dehors de son action strictement insecticide, le parathion présente un effet bénéfique marqué sur la récolte. Ces auteurs précisent d'ailleurs que l'époque d'application a son importance mais que les traitements conduits dans la période de dix jours qui suit la chute des pétales — qui est précisément l'époque de l'intervention contre l'Hoplocampe — réduisent la chute des fruits.

Or, en 1959 : à l'occasion de comptages conduits sur la variété *Reinette de Saintonge* — réputée pour présenter une nouaison relativement médiocre — nous avons

eu l'occasion de faire des constatations du même ordre que celles signalées par les auteurs anglais. Sur une rangée de pommiers conduits en contre-espalier, deux séries de 6 arbres avaient été traitées le 28 avril respectivement à l'*oléoparathion* et au *lindane*, deux séries de témoins étant intercalées de la façon indiquée par la figure 11. Le tableau 5 donne les résultats des comptages effectués le 19 mai.

TABLEAU 5

Comptages sur Reinette de Saintonge après le traitement contre l'Hoplocampe, au stade H-I

Produits	Nombre arbres	Fruits sains	Fruits véreux	Total des fruits présents sur les arbres	Nombre fruits par arbre	Pourcent. de majoration du nombre total de fruits par rapport au témoin
Lindane.....	6	291	9	300	50	0
Oléoparathion	7	453	7	460	65,7	32
Témoin	6	270	29	299	49,7	—

Ainsi nos observations confirment-elles — quant à l'action des traitements au parathion sur la chute des fruits — non seulement celles des auteurs britanniques auxquelles nous avons fait allusion plus haut, mais aussi celle de DESAYMARD (1952). Au cours d'essais de traitements contre le Carpocapse, cet auteur a en effet signalé une action complémentaire très nette des produits sur la chute des fruits et également tout à fait indépendante de leur action insecticide. C'est ainsi que les augmentations de rendement en fruits sains par rapport au témoin ont été de :

100,2 p. 100 pour l'arséniate de plomb ;
123 p. 100 pour le DDT ;
198 p. 100 pour l'oléoparathion.

Ces diverses observations ne font d'ailleurs que confirmer l'action d'ordre trophique ou nutritionnel exercée sur la Plante par les insecticides phosphorés et déjà signalée dès 1948 par WOLFENBERGER (1948) et que nous avons également noté nous-mêmes par ailleurs (CHABOUSSOU, 1960).

D'un point de vue pratique d'ailleurs, les effets d'un même insecticide tels par exemple que le parathion, peuvent se trouver parfaitement opposés. Ils peuvent être en effet bénéfiques, comme nous venons de le montrer, en élevant le pourcentage de nouaison, mais aussi néfastes par les pullulations de Tétranyques qu'ils déclenchent très fréquemment. Pour nous en tenir au Pommier qui nous intéresse plus particulièrement en la circonstance, KIRBY (1951) a pu signaler en Grande-Bretagne des pullulations d'Araignées rouges (*Panonychus ulmi* KOCH) sur arbres traités contre l'Hoplocampe au moyen du *parathion* et même du *lindane*.

Et c'est aussi la raison pour laquelle — tant selon les constatations effectuées à l'étranger sur arbres fruitiers (PUTMAN et HERNE, 1960) que d'après les résultats de notre propre expérimentation sur Vigne vis-à-vis de *Panonychus ulmi*, nous croyons devoir déconseiller le *Sevin* (1-naphthyl-N-méthyl-carbamate). Non seulement en effet, ce produit ne possède aucune action acaricide, mais il paraît présenter bien au contraire une vocation toute particulière à faire pulluler les Tétranyques et notamment *P. ulmi*.

On s'est en outre aperçu depuis peu que le *Sevin* pouvait entraîner certains inconvénients majeurs sur la production même des arbres fruitiers. C'est ainsi que Burts et Kelly 1960, signalent que les pulvérisations post-florales de *Sevin* sur pommiers peuvent provoquer l'avortement des pépins et une chute précoce des pommes. Sur Poirier *Bartlett*, la chute des fruits traités au Sevin est beaucoup plus tardive, mais elle est cependant prématurée par rapport à l'époque normale de la récolte.

Certains chercheurs ont même pu se servir du *sevin* comme moyen d'éclaircissage des fruits sur pommiers *Delicious*, grâce à des pulvérisations conduites 16 à 19 jours après la pleine floraison!

Bref, ces diverses observations montrent, une fois de plus que pulvérisés sur la plante en traitement classique du feuillage, les insecticides de synthèse peuvent parfaitement participer à l'économie du végétal en influant sur sa physiologie, et qu'ils doivent par conséquent être utilisés avec le maximum de prudence et de circonspection.

V. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Les observations et les essais de lutte chimique conduits au cours de deux années vis-à-vis de l'Hoplocampe du Pommier nous ont permis de confirmer ou d'établir les points suivants :

1°. — L'insecte dépose ses œufs principalement sur la fleur épanouie, les cas de ponte avant l'ouverture de la fleur ou après la chute des pétales étant extrêmement rares.

2°. — Il en résulte que le stade phénologique de l'arbre susceptible à la contamination par l'Insecte coïncide avec celui de la floraison générale : soit F2-F4 de Fleckinger.

3°. — Entre plusieurs variétés présentant le même stade susceptible de la pleine floraison, l'Insecte montre une préférence pour celles à fleurs blanches, et parmi celles-ci pour certaines bien déterminées (*Reinette de Saintonge* préférée par exemple à *Winter Banana*). Comme chez l'Abeille, ce preferendum paraît être en relation avec l'attraction de l'Insecte par certaines radiations particulières et vraisemblablement les rayons ultra-violets. Dans nos expériences, les Hoplocampes se sont en effet localisés dans la partie violette du spectre solaire.

4°. — Nos observations ne nous ont pas permis encore d'établir une relation entre la température du sol et de l'air d'une part, et les époques de floraison des arbres et du vol des Hoplocampes d'autre part. On notera toutefois qu'en 1960, la sortie des Insectes s'est produite à la suite d'un réchauffement brusque faisant passer la température moyenne de l'air de 8° à 14° C.

5°. — D'une façon générale : les fleurs centrales du bouquet floral — qui sont à la fois les plus précoces et celles destinées à la nouaison — sont également les premières et les plus abondamment contaminées.

6°. — L'époque des interventions insecticides devant se placer au moment des premières éclosions devra être basée sur l'évolution des fleurs centrales des bouquets floraux, c'est-à-dire celles dont la phénologie est la plus avancée.

Cette époque correspond au stade H pour les fleurs centrales, soit au stade G2-G3 de 50 % de la chute des pétales pour l'ensemble de l'arbre.

7°. — Les pulvérisations insecticides effectuées à cette époque : soit à base de lindane (15 g PA/hl), de parathion (15 g PA/hl ou de déméton-méthyl I (25 gPA/hl) ont montré une efficacité totale vis-à-vis d'*H. testudinea*.

Nous avons pu confirmer que ces produits agissent, non comme ovicides, mais bien comme ovolarvicides, détruisant les larves au moment où elles attaquent le chorion.

Les fausses chenilles peuvent cependant être également détruites par les mêmes produits après l'éclosion dans les galeries superficielles qu'elles creusent sous l'épiderme des jeunes fruits : soit lorsque le traitement n'est effectué qu'avec un certain retard par rapport à l'époque optimum. Dans ce cas toutefois les cheminements des larves persistent sur les fruits sous forme de cicatrices, entrainant des tares préjudiciables à la présentation et à la qualité de la récolte.

8°. — L'emploi du parathion et du lindane en traitement post-floral contre l'Hoplocampe du Pommier entraine parfois des pullulations consécutives de *Panonychus ulmi*. Par contre, le parathion peut montrer une action bénéfique en réduisant la chute des fruits, particulièrement sur certaines variétés de Pommier, telle la *Reinette de Saintonge*, présentant une nouaison médiocre.

Nous croyons devoir déconseiller le sevin (en admettant que son efficacité puisse être du même ordre que celle du parathion ou du lindane — ce produit paraissant présenter une vocation toute particulière à faire pulluler les Tétranyques.

Par contre, il semble que les arboriculteurs aient tout intérêt à traiter au déméton-méthyl 1, produit valable à la fois contre l'Hoplocampe et les Tétranyques.

Reçu pour publication en avril 1961.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Barlow H. W. B., Dicker G. H. L. et Briggs J. L., 1954. Studies on control of a apple sawfly : *Hoplocampe testudinea* Klug. II, *Annu. Rep. East Malling Res. Sta.*, 107-114.

Bohm H., 1952. Beitrag zur Biologie und Bekämpfung der Apfel und Birnensägewespe *Hoplocampa testudinea* Klug, *Hoplocampa brevis* Klug-*Pflanzenschutzberichte*, **8**, 129-149.

Burts E. C., Kelly S. G., 1960. Seed absorption and fruit drop in Bartlett pear caused by sevin. *J. Econ, Ent.*, 956-957.

Chaboussou F., * 1946. L'Hoplocampe des Prunes (*Hoplocampa flava* L.) en Agenais. Éthologie et évaluation des dégâts. *Ann, Epiphyties*, 247-269.

Chaboussou F., *Lavaur J., 1946. Recherches sur les traitements contre l'Hoplocampe des Prunes (*H. flava* L.). *Ann. Epiphyties*, 269-287.

Chaboussou F., * 1948. Nouveaux résultats dans la lutte contre les Hoplocampes. *Rev. Zool. Agr.*, 1-13.

Chaboussou F., * 1956. L'Hoplocampe du Pommier *H. testudinea* Klug — État actuel de la question. *Rev. Zool, Agr.*, 61-71.

Chaboussou F., 1960. Sur deux cas de pullulations de Tétranyques en corrélation avec les taux d'azote et de potassium dans les feuilles. Influence de certains traitements insecticides. *Rev. Zool. agr.*, 85-98.

Desaymard P., 1952. Comparaisons entre l'efficience des produits de traitements et leur efficacité spécifique *C. R. III*e *Congr. Intern. Phytopharmacie*, Paris.

Dicker J. H. L., 1954. Somes notes on the biology of the apple sawfly (*Hoplocampa testudinea* Klug. *J. Hort. Sc.*, **28**, 238-245 (in *Rev. appl. Ent.*, 129-130).

Feytaud J., 1921. Essais de bouillies mixtes pour le traitement des arbres fruitiers. *Ann. Epiphyties* **7**, 185-236.

Feytaud J., 1924. Les Hoplocampes ou Vers cordonniers dans le Sud-Ouest de la France. *Rev. Zool. Agr.*, 29-44.

Fleckinger J., 1948. Les stades végétatifs des arbres fruitiers en rapport avec les traitements. *Congr. Pomol. France*, Angers, 81-93.

Heintz E., 1959. La question de la sensibilité des Abeilles à l'ultra-violet. *Insectes sociaux*, n° 3, 224-229

Kearns H. G. H., 1933. Control of apple sawfly. *Fruit Grower.*

Kearns H. G. H., 1934. Control of apple sawfly (*Hoplocampa testudinea* Klug), *Herefordsh. Co. Coun. Agr. Quart. J.*

Kirby A. H. M., 1951. The chemical control of the apple sawfly. *Ann. Appl. Biol.*, **38**, 899-903.

MASSEE A. M., 1957. Notes on some interesting insects observed in 1956. *Annu. Rep. East Malling Res. Sta.*, 131-134.
MASSEE A. M., 1959. Notes on some interesting insects observed in 1958 . *Annu. Rep. East Malling Res. Sta.*, 118-120.
MILES H. W., 1932. On the biology of *Hoplocampa testudinea* KLUG. *Ann. Appl. Biol.*, n° 3, 420-431.
PUTMAN W. L., HERNE D. C., 1960. Effects of sevin on phytophagous mites and predators in an Ontario Peach Orchard. *Canad. J. Plant. Sci*, **40**, 198-201.
ROBERTI D., 1948. L'Oplocampa del melo (*Hoplocampa testudinea* KLUG). *Boll. Lab. Entom. Portici*, **8**, 221-235.
ROUSSEL C., MANSENCAL A., 1961. Observations sur l'évolution de l'Hoplocampe du Pommier en Gironde en 1960. *Phytoma*, 31.
SOENEN A., 1951. L'Hoplocampe du Pommier (*H. testudinea* KLUG). Les bases de 'Avertissement en culture fruitière. 67-77.
VELBINGER H., 1952. Beitrag und Bekämpfung der Apfel und Birnensägewespe *H. testudinea* KLUG und *H. brevis* KLUG. *Pflanzenschutzberichte*, **8**, 129-149.
WOLFENBERGER D. O., 1948. Nutritional value of phosphatic insecticides. *J. Econ. Ent.*, 818-819.
VON FRISCH Dr. K., 1956. Vie et Mœurs des Abeilles. *Trad.* A. DALCQ Paris.

(*) — Les références marquées d'un astérique comportent une bibliographie fournie concernantl es Hoplocampes nuisibles.

Ann. Épiphyties, 1961, **12** (3), 317-346.

RECHERCHES ANATOMIQUES ET HISTOLOGIQUES SUR L'ILÉON DES MELOLONTHINAE *(Coléoptères Scarabeides)* (1)

Simone COUTURIER

Laboratoire de Génétique évolutive.
Centre national de la Recherche scientifique, Gif-sur-Yvette (Seine-et-Oise).

PLAN DU MÉMOIRE

I — ANATOMIE COMPARÉE DU TUBE DIGESTIF DE PLUSIEURS MELOLONTHINAE

A — L'intestin postérieur et l'iléon chez l'imago
a) *Melolontha melolontha.* LINNÉ
b) *Mel. hippocastani.* FABRICIUS
c) *Anoxia australis.* SCHÖNH
d) *Rhizotrogus aestivvs.* OLIVIER
e) *Amphimallon solstitialis.* LINNÉ
f) *Amph. ater.* HERBST
g) *Amph. majalis.* RAZOUMOWSKY
h) Remarques sur d'autres *Scarabaeidae*

B — Modifications anatomiques du tube digestif au cours de la métamorphose chez *M. melolontha*

II — HISTOLOGIE COMPARÉE DE L'ILÉON DE QUELQUES MELOLONTHINAE

A — L'imago
1° *Melolontha melolontha.* LINNÉ
2° Autres *Melolonthinae*
3° Remarques à propos de la famille des *Passalidae*

B — La métamorphose chez *M. melolontha*

III — ÉTUDE DES BACTÉRIES

A — Position systématique
B — Mécanisme de l'infestation

IV — SIGNIFICATION DES REPLIS ET DE LA PRÉSENCE DES BACTÉRIES

(1) Travail effectué au Laboratoire de Génétique évolutive du Centre National de la Recherche scientifique à Gif-sur-Yvette (S.-et-O.) sous la direction de M. le Professeur POSSOMPES.

A l'Institut national de la Recherche agronomique, M. HURPIN, Maître de Recherches au Laboratoire de Biocoenotique et de Lutte biologique à la Minière (S. et O.) a fourni des nymphes à contre-saison grâce à ses élevages et la Station de Zoologie agricole de Colmar (dirigée par M. COUTURIER) a mis à disposition des genres voisins de *Melolontha*. Les microphotographies ont été réalisées par M. ANTOINE, Ingénieur.

A l'Institut Pasteur, le docteur BONNEFOI et Mlle de BARJAC ont bien voulu isoler et déterminer des souches bactériennes.

Que toutes ces personnes veuillent agréer mes plus vifs remerciements.

L'intestin postérieur du Hanneton commun *Melolontha melolontha.* Linné *(Coléopt. Scarab.)* présente des particularités anatomiques qui ont déjà attiré l'attention des anciens auteurs (Dufour 1824, Straus-Durckheim 1828).

Nous avons cherché à préciser leur nature et à la retrouver chez d'autres *Melolonthinae.*

I. — ANATOMIE COMPARÉE DU TUBE DIGESTIF DE PLUSIEURS MELOLONTHINAE

A — L'intestin postérieur et l'iléon chez l'imago

a) *Melolontha. melolontha* Linné

Le tube digestif est formé de 3 parties (Fig. 1) :

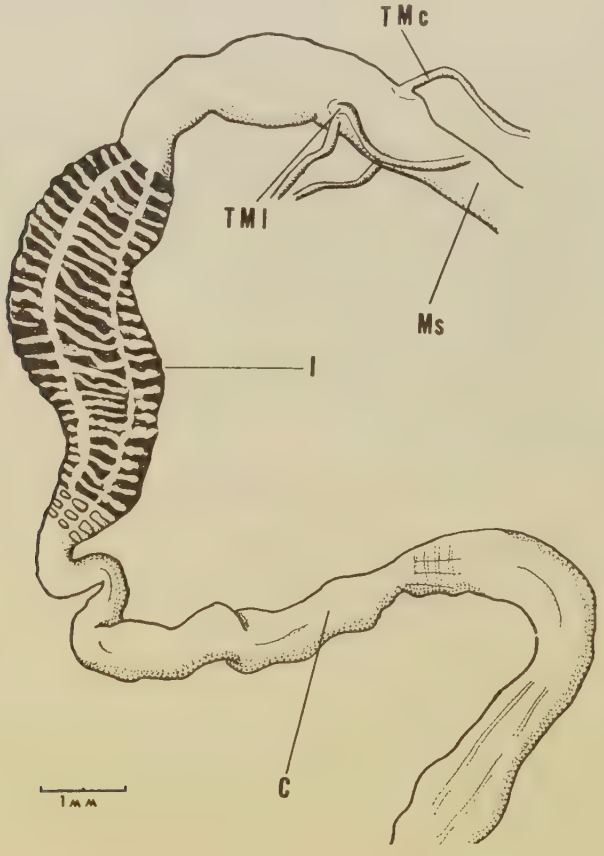


Fig. 1. — M. melolontha. *Imago. Intestin postérieur (abréviations, voir p.* 346)

— Le stomodeum ou intestin antérieur très court et droit,

— Le mésenteron ou intestin moyen, plus blanc que l'intestin antérieur, de forme cylindrique, légèrement annelé dans sa partie antérieure et ne présentant pas de région nettement différenciée. Il présente dans l'abdomen de nombreuses circonvolutions décrites de façon précise par Lison (1938).

— Le proctodeum ou intestin postérieur, à régions bien distinctes que LISON a numérotées de I à VI, car la terminologie n'en est pas uniforme chez tous les auteurs.

La limite entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur est marquée par l'insertion des 4 tubes de Malpighi. Le segment I, court de 3 mm., de couleur claire, à paroi mince, est un peu plus étroit que le mésenteron.

Le segment II ou iléon est une poche dilatée, fusiforme, longue de 8 à 9 mm et large en son milieu de 3 mm, de couleur brunâtre, arquée et située sur la face dorsale de l'abdomen. Aux deux extrémités de la poche, le diamètre diminue. Six lignes longitudinales blanches apparaissent sur sa surface externe après ablation des tubes de Malpighi ventraux qui sont les seuls à le parcourir. Ces lignes délimitent six bandes longitudinales. Chaque bande laisse voir des filets blancs, transversaux et nombreux qui la découpent en autant de petits rectangles brunâtres alternant d'une rangée longitudinale à l'autre (Fig. 1). Ceci révèle une disposition interne qui sera étudiée plus tard en détail.

Le segment III, reprend un diamètre normal et une couleur claire. Sa longueur est de 3 mm. Le segment IV ou le colon, à musculature visible extérieurement, longe l'iléon ; il s'applique dorsalement à celui-ci et intimement vers son point de jonction avec l'ampoule rectale renflée, un étranglement annulaire marque la limite de cette ampoule et du dernier segment ou rectum qui aboutit à l'anus.

L'intestin postérieur décrit une sorte de boucle qui amène deux de ses régions, l'iléon et le segment IV, antérieur à l'ampoule rectale, à contracter des rapports très étroits. « En cet endroit, une membrane commune les enveloppe, membrane qui se poursuit par ailleurs sur toute la surface de l'ampoule » (LISON 1938, p. 201) (dispositif cryptosolénié).

De l'œsophage au rectum, l'intestin prend une position de plus en plus dorsale après chaque nouvelle circonvolution.

Ainsi, l'iléon est bien reconnaissable à sa couleur noirâtre ou brunâtre, distincte du reste de l'intestin plus clair.

Ouvert longitudinalement et étalé, il présente sur sa face interne des replis disposés en 6 rangées longitudinales, correspondant bien aux 6 bandes longitudinales observées sur sa face externe (Fig. 2) (1).

Chaque rangée se compose de nombreuses poches noires, alternant d'une rangée à l'autre, aplaties, avec une petite concavité sur leur face antérieure. Elles sont dirigées vers l'arrière et empilées les unes sur les autres. A leur base, elles sont rattachées à la paroi de l'iléon mais leur bord libre obstrue en grande partie la lumière du tube. Du côté proximal, ces poches débutent brusquement selon une ligne circulaire, elles sont plus petites que dans la région moyenne. Vers l'autre extrémité de l'iléon, elles diminuent graduellement de taille jusqu'à ne devenir que de très légers replis qui, à la partie distale, sont même incolores (Fig. 3).

Les saccules antérieurs et moyens ont une teinte brun foncé à noir ; opaques, ils sont plus ou moins parallélépipédiques ou en forme de triangles. Les saccules les plus postérieurs ne sont plus que de petits diverticules pointus et transparents. Sur une rangée on compte au total de 35 à 45 replis. Sur un même individu, le nombre varie d'une rangée à l'autre. Parmi les 6 rangées, 2 voisines ont des replis larges mais en nombre réduit (33 environ), elles correspondent à la face ayant le plus petit rayon de courbure. Les 4 autres rangées portent des replis moins grands mais plus nombreux

(1) Au moment de la correction des épreuves nous avons eu connaissance du mémoire de K. UMEYA (1960). L'auteur désigne respectivement les segments I et II du proctodeum sous les termes « proximal ileum » et « distal ileum » qu'il a reconnu dans la plupart des femelles de Lamellicornes, en particulier chez *Melolontha japonica* Burmeister, mais sans y rechercher la présence de replis internes.

(44 environ). A un niveau moyen, les dimensions respectives sont d'une part 1.100 μ de base pour 750 μ de longueur et d'autre part 650 à 750 μ pour 600 à 650 μ.

La structure de cet organe, identique chez les femelles et les mâles, est des plus caractéristiques. Elle a été signalée par Dufour (1824), Straus-Durckheim (1828), Vogt et Yung (1894), Bounoure (1919) et Lison (1938) chez *Melolontha melolontha*.

Fig. 2. — M. melolontha. *Imago. Iléon ouvert. Vue interne montrant les six rangées de replis noirs, épais et anguleux. On remarque les replis postérieurs plus petits et non pigmentés.*

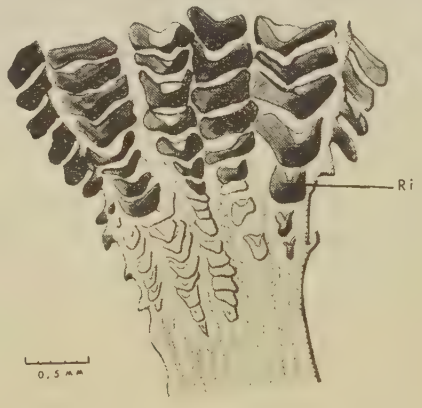


Fig. 3. — M. melolontha. *Imago. Iléon ouvert et étalé. Partie postérieure, les derniers replis internes sont plus petits et non pigmentés.*

Chez de très jeunes individus, quelques jours après la formation de l'imago, l'iléon se présente un peu différemment. Il n'est pas foncé, mais très clair, comme le reste de l'intestin et vide de tout contenu. Ouvert longitudinalement, il présente des replis internes de forme identique à ceux observés chez les autres Hannetons, mais eux non plus ne sont pas noirs, mais incolores et plus ou moins transparents.

La lumière de l'intestin des Hannetons pris par sondages ou capturés au filet à leur sortie de terre, ou même provenant du vol préalimentaire, renferme un liquide blanchâtre, le méconium, que les insectes gardent tant qu'ils sont dans le sol. Chez d'autres insectes provenant aussi du vol préalimentaire la lumière du tube digestif et de l'iléon est vide ; ils n'ont pas encore mangé mais ont évacué leur méconium. Les Hannetons pris dans la nature où ils ont mangé, ou nourris en élevage, ont un contenu intestinal brunâtre contenant des débris végétaux.

b) *Melolontha hippocastani*. Fabricius

M. hippocastani prend chaque soir son essor un tout petit peu plus tôt que l'autre espèce. Il se nourrit aussi de feuilles tendres.
Provenance : Beire-le-Châtel, près de Dijon (Côte d'Or) sur les arbres, en bordure de la rivière, mai 1960.

L'iléon est identique à celui de *M. melolontha*. Il présente 6 rangées longitudinales de 35 à 40 replis internes noirs.

c) *Anoxia australis*. Schönh

C'est le Hanneton du Midi de la France. Il vole le soir avant le coucher du soleil. Dans la journée on le rencontre sur les plantes qui poussent entre les dunes du littoral.
Provenance : Palavas-les-flots, près de Montpellier (Hérault) en juillet 1960.

Le tube digestif comprend un mésenteron très long, à nombreuses boucles, longé par les tubes de Malpighi de couleur jaune. L'intestin postérieur comporte un iléon un peu plus courbe que chez *Melolontha* et de couleur brun-jaunâtre, il est recouvert de tubes de Malpighi blancs, laiteux, à urates.

Fig. 4. — Anoxia australis. *Imago. Iléon ouvert et étalé. Replis internes faiblement pigmentés.*

Dans l'iléon ouvert, on retrouve sur la paroi interne 6 rangées longitudinales de replis en forme de langue bien régulière mais ceux-ci ont une teinte plus claire que chez *Melolontha* (café au lait jaune clair) (Fig. 4). Ces poches apparaissent aussi brusquement du côté antérieur de l'iléon et s'abaissent aussi graduellement du côté postérieur, où elles deviennent de moins en moins développées. Leur nombre est analogue à celui de *Melolontha*, comme l'indiquent les chiffres suivants correspondant à 4 rangées d'un même iléon : l'une avait 36 replis dont 20 postérieurs plus petits et moins colorés. Les autres respectivement, 33 dont 16 plus petits, 35-12 et 43-9.

d) *Rhizotrogus aestivus.* Olivier

Ces insectes s'alimentent au cours de leur sortie crépusculaire qui se fait en même temps que celle de *M. melolontha.* Après avoir pris leur nourriture, ils retournent au sol dans le courant de la nuit ou à l'aube.
Provenance : Colmar (Haut-Rhin), vol de mai 1960.

Dans le proctodeum, un peu au-dessous de l'insertion des tubes de Malpighi, on note également la présence d'un iléon à surface externe jaunâtre. Les replis internes ne sont pas noirs mais d'un blanc jaunâtre et opaques. Ils sont en forme de palettes un peu rétrécies à la base (170 μ), longues de 350 à 500 μ et larges en leur milieu de 350 μ environ.

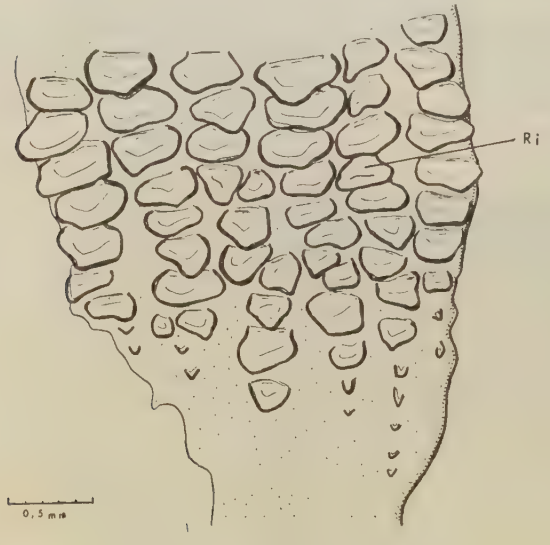


Fig. 5. — Rhizotrogus aestivus. *Imago. Partie postérieure de l'iléon ouvert et étalé.*

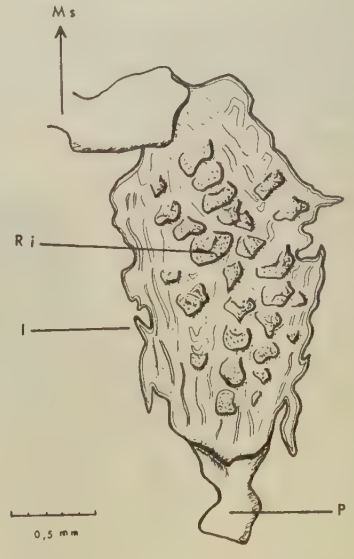


Fig. 6. — Amphimallon ater. *Imago. Iléon ouvert et étalé montrant l'ensemble de sa face interne.*

On distingue toujours 6 rangées longitudinales mais sur chacune d'elles il n'y a plus que 26 à 34 replis. Les replis postérieurs pointus, incolores et moins développés sont en nombre réduit, ils manquent parfois sur certaines rangées (Fig. 5).

e) *Amphimallon solstitialis.* Linné

C'est le petit Hanneton de Juin ou de la Saint-Jean. Il ne s'alimente pas ou à peine. Chaque soir, après une demi-heure d'activité crépusculaire autour des arbres, la plupart des insectes retournent en terre sans avoir pris de nourriture.
Provenance : Vols de Juillet 1959 à Colmar (Haut-Rhin).

L'intestin moyen décrit de nombreuses anses dans l'abdomen (Fig. 7). Le début de l'iléon et le segment intestinal précédant l'ampoule rectale contractent entre eux des rapports étroits. L'iléon est à peine un peu plus large que le reste de l'intestin moyen. Sa paroi interne est recouverte de séries de plateaux triangulaires, allongés, jaunâtres, qui forment toujours 6 rangées longitudinales visibles. Ces éléments ont une dimension moyenne de 220 μ × 280 μ à 180 μ × 250 μ. On compte une quarantaine de replis par rangée.

L'intestin moyen des animaux examinés est rempli d'une substance qui ne contient aucun débris de cellules végétales, mais est composée parfois de petits éléments arrondis.

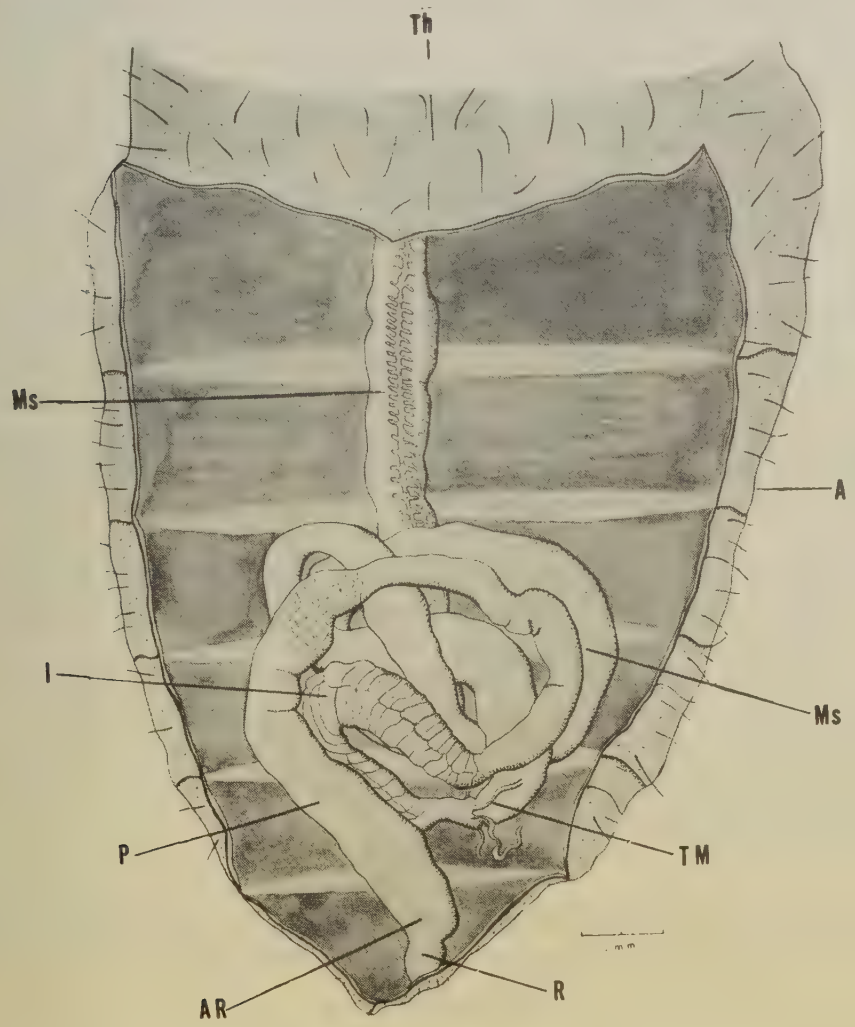


FIG. 7. — Amphimallon solstitialis. *Imago. Tube digestif en place après ouverture par la face dorsale.*

f) *Amphimallon ater*. HERBST

Ce petit Hanneton noir ne se nourrit pas. Il vole dans la matinée en plein soleil de 8 heures à midi environ et regagne le sol, où il s'enterre. Les femelles ne se déplacent presque pas et les mâles volètent à 30 cm. au-dessus du sol à leur recherche.
Provenance : Westhalten près de Colmar (Haut-Rhin), vols de juillet 1959. Il n'y avait que des mâles.

L'intestin moyen est moins long que chez A. solstitialis.

L'iléon très petit est plus difficile à voir. Sa face externe est très plissotée. La dissection révèle l'existence de replis beaucoup moins nombreux et moins développés que chez les espèces étudiées précédemment. L'ornementation extérieure ne correspond pas aux poches internes ; celles-ci sont toutes jaunâtres. Elles forment des pa-

lettes plus ou moins globuleuses et plus larges que longues. On ne distingue plus 6 rangées longitudinales mais seulement 2 avec en outre quelques replis situés de part et d'autre, ou à la rigueur 3 rangées. Une rangée ne porte pas plus de 8 à 12 poches (Fig. 6). Par exemple, l'iléon d'un individu renferme une grosse rangée de 8 replis, une plus petite de 5 et une plus longue de 10. Les dimensions d'un repli sont de 200 × 170 μ à 260 × 180 μ. Le contenu du tube digestif est vide.

g) *Amphimallon majalis*. Razoumowsky

Ressemble beaucoup à *A. solstitialis*, il vole le soir en même temps que lui, mais il retourne au sol à l'aube seulement, pour passer la journée en terre.
Provenance : région parisienne en juin 1960.

Les papilles internes ont la même disposition que chez *Amphimallon ater*.

h) *Remarques sur d'autres Scarabaeidae*

L'examen d'insectes de sous-familles voisines n'a pas permis de retrouver les caractères de l'iléon particuliers aux *Melolonthinae*.

Cetoniinae

Les Cétoines sont des herbivores comme les Hannetons. Chez *Cetonia aurata*. Linné, l'iléon a des travées brunes sur sa face externe. La dissection ne révèle aucun repli interne comme l'a signalé Dufour (1824).

L'iléon de *Potosia cuprea*. Fabr. est plus gonflé. Il est brunâtre du côté proximal et blanchâtre dans les trois quarts du reste de sa longueur, il ne présente aucun repli interne.

Chez *Oxythyrea funesta*. Poda, le tube digestif rappelle celui des *Cetonia* mais l'iléon paraît moins individualisé.

Rutelinae

Chez *Phyllopertha horticola*. Linné, l'iléon est peu individualisé. L'intestin postérieur, assez court et parcouru de nombreux tubes de Malpighi jaunes, ne présente aucun repli sur toute sa paroi interne.

Dynastinae

Chez *Oryctes nasicornis*. Linné, l'iléon, brun-jaunâtre, entouré par des tubes de Malpighi jaunes, ne contient aucun repli sur sa paroi interne.

Famille des Geotrupidae

Geotrupes sp.... n'a pas d'iléon à replis internes.

Dans la sous-famille des *Melolonthinae*, on retrouve toujours l'iléon avec sa conformation toute particulière : replis internes, plus ou moins gros, empilés les uns sur les autres, attachés à la paroi et libres vers la lumière qu'ils obstruent en partie Il existe de profondes variations dans la forme, le nombre et la teinte de ces replis internes selon les genres et les espèces. Cette particularité ne se rencontre pas dans les autres sous-familles de *Scarabaeidae*, ni chez les *Geotrupidae*.

B — Modifications anatomiques du tube digestif au cours de la métamorphose chez M. melolontha

1° *La Larve*

Le tube digestif très développé remplit à lui seul tout le corps (Fig. 8 A).

Il comprend :

— l'intestin antérieur ou œsophage, transparent, cylindrique, grêle et de très petit diamètre.

— le mésenteron ou intestin moyen, très gros tube cylindrique qui traverse dorsalement et en ligne droite l'abdomen. Il présente sur son trajet trois séries circulaires de caecums gastriques.

Deux tubes de Malpighi, à insertion ventrale, sont grêles, minces et blancs. Les deux autres tubes, dorsaux, sont gros, épais, jaunes.

Le proctodeum ou intestin postérieur, en forme de S, comprend un *intestin grêle*, correspondant à l'iléon de l'imago. Son diamètre est beaucoup plus étroit que celui du mésenteron. Il est blanc mat et montre de nombreux muscles. Son parcours est dorsal, en continuité avec celui de l'intestin moyen jusqu'à la partie postérieure de l'abdomen, à ce moment, il s'abouche à une énorme poche noire, appelée *panse rectale* ou *chambre proctodéale*. Celle-ci occupe une position ventrale et se dirige d'arrière en avant. A son extrémité distale, cette panse aboutit à un tube lisse (gainé de bandes de muscles longitudinaux et transversaux) qui devient plus ventral encore et va rejoindre d'avant en arrière le rectum à forte musculature qui débouche dans l'anus.

La chambre proctodéale est parcourue par un fort sillon dorsal qui délimite presque deux lobes. Sur sa face externe brune se découpe un quadrillage de petits cercles ou petites plaques claires à ponctuation brune et brillante en leur centre. Ces dessins externes correspondent à de nombreuses petites papilles qui tapissent la paroi interne. Cette énorme panse serait un sac de fermentation, toujours plein d'un abondant contenu alimentaire, bien visible à travers l'épiderme des derniers segments abdominaux de la larve.

L'anatomie du tube digestif de la larve est très différente de celle de l'imago, son étude ne révèle pas de replis internes.

2° *La Prénymphe*

Les prénymphes sont des Vers blancs à quelques jours de la nymphose (fin de juillet) et qui se sont enfoncés plus profondément en terre.

Provenance : Élevage de M. Hurpin ou sondages dans la région de Besançon par la Station de Colmar en juillet 1960.

Chez la prénymphe âgée, le tégument de l'extrémité de l'abdomen se plisse, il commence à se décoller du reste du corps. La nymphe toute blanche est déjà visible sous l'exuvie du Ver blanc.

Un grand remaniement s'opère à ce moment du développement post-embryonnaire, il marque également le tube digestif. Après dissection par la face ventrale, on trouve (Fig. 8 B) que l'intestin antérieur ou stomodeum est court, avec un pharynx transparent et un œsophage renflé.

L'intestin moyen ou mésenteron est droit, transparent, de diamètre assez fort, pas très long et ne décrit aucune circonvolution. Il ne diffère en rien de l'intestin

postérieur lui aussi transparent. cylindrique et vide de tout contenu. Seule l'insertion des 4 tubes de Malpighi à des niveaux voisins l'un de l'autre marque la limite entre ces deux parties. Les tubes de Malpighi restent cylindriques sur toute leur longueur. Dans sa partie postérieure, plus renflée, le proctodeum renferme sous son épithélium translucide le résidu cuticulaire brun de la chambre proctodéale larvaire, retracté et ratatiné, mais conservant cependant sa forme en miniature et dont on aperçoit encore le quadrillage de la surface. L'intestin postérieur est un peu replié sur lui-même.

Chez la prénymphe, l'iléon n'est pas différencié et ne contient aucun repli interne.

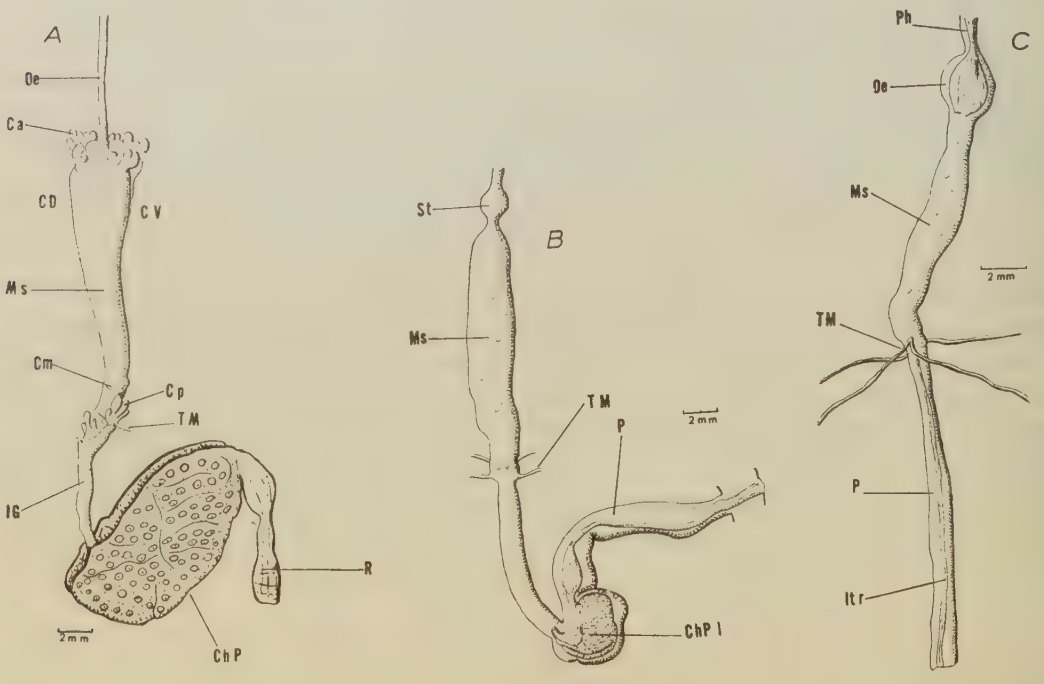


FIG. 8. — M. melolontha. *Tube digestif.*

A : Vue latérale chez la larve. — B : Vue latérale chez la prénymphe. Le résidu cuticulaire de la chambre proctodéale de la larve est rétracté à l'intérieur du proctodéum. — C : La nymphe jeune. Le proctodeum ne présente aucune différenciation.

3° *La Nymphe*

a) *La jeune nymphe.*

Chez une nymphe de 8 à 10 jours, le tube digestif apparaît transparent, d'un blanc nacré, parmi un corps gras abondant, il traverse le corps en ligne droite, il comprend (Fig. 8 C) :

l'intestin antérieur avec un court pharinx et un œsophage renflé renfermant un résidu transparent[1] avec encore un contenu intestinal sombre,

l'intestin moyen, à parois très transparentes, est vide de tout contenu.

l'intestin postérieur rectiligne, transparent, doté de fibres musculaires longi-

tudinales. Il contient sur tout son trajet un tube fin, clair, plissé et vide de tout contenu. C'est un manchon de cuticule qui se raccorde au tégument de l'anus (1).

La limite entre le proctodeum et le mésenteron est indiquée par l'insertion des tubes de Malpighi dont les deux antérieurs ont un point de départ commun, les deux postérieurs partant latéralement.

Le tube digestif est rectiligne, transparent, d'un blanc-nacré et de diamètre presque constant sur tout son trajet. On n'y reconnaît aucune différenciation de l'iléon et aucun repli interne.

b) *La nymphe âgée.*

A partir de 16 jours, chez la nymphe, le tube digestif est toujours transparent, d'une extrême fragilité, vide de tout contenu si ce n'est aux deux extrémités toujours la présence du tube transparent.

Fait nouveau : l'intestin postérieur et moyen forment dans l'abdomen les premières circonvolutions et on voit apparaître par transparence (dans la partie de l'intestin postérieur proche de l'insertion des tubes de Malpighi) des replis internes eux aussi transparents. Ils sont épais, courts et formés par invagination de la paroi. Cette constatation est primordiale car on reconnaît maintenant l'iléon, à replis internes sur six rangées longitudinales, qui n'existait pas chez la prénymphe et la nymphe jeune.

L'iléon est un peu renflé, son diamètre est presque identique à celui du reste du proctodeum mais il est bien différencié.

Chez une nymphe plus âgée (27 jours environ) ou pré-imago, sous le revêtement de laquelle apparaissent les derniers segments abdominaux déjà noircis de l'adulte, les circonvolutions abdominales rappellent celles de l'insecte parfait. Les tubes de Malpighi sont déjà bien constitués en échelle. Dans l'iléon les replis internes transparents sont bien formés, ils apparaissent brusquement du côté antérieur et diminuent graduellement du côté postérieur. Vers la concavité, il y a deux rangées de replis à base très large (850μ) et longs de 500 à 650μ. Sur les quatre autres rangées, les replis sont moins larges (500μ) mais plus longs (750 à 800μ). Ces mesures ont été prises au milieu de l'iléon où se rencontrent les plus gros replis. Il y en a une trentaine par ligne longitudinale.

4° *L'imago*

Chez de jeunes Hannetons, quelques jours après la métamorphose, les replis de l'iléon sont clairs et transparents comme chez la nymphe âgée. Au contraire, comme on l'a vu au début du chapitre, l'iléon d'imagos récoltés par sondages après l'hiver ou pris au cours du vol de printemps, est une poche noire, courbe, à gros replis noirs, très serrés et compacts.

En résumé, *les replis internes de la paroi de l'iléon apparaissent à la fin de la nymphose.* — La nymphe jeune en est encore totalement dépourvue.

(1) Les tubes transparents présents dans l'intestin antérieur et postérieur doivent être considérés comme l'exuvie de l'intima cuticulaire de l'intestin en transformation.

II. — HISTOLOGIE COMPARÉE DE L'ILÉON DE QUELQUES MELOLONTHINAE (1)

A — L'IMAGO

1° *Melolontha melolontha.* LINNÉ

a) *Zone médiane de l'iléon.*

Sur une coupe transversale de la région moyenne d'un iléon à replis internes noirs, l'examen histologique de la paroi, à un faible grossissement, révèle de la lumière vers l'extérieur (Fig. 9, 13) :

— l'épithélium très régulier a une seule rangée de cellules. Il forme des replis en 6 points différents de la section de l'iléon. Sur les replis et sur eux seulement, à l'exclusion de l'épithélium pariétal, il porte un revêtement très épais (40 μ à 50 μ) qui prend vivement l'hématoxyline et d'après BOUNOURE aussi le Magenta. Entre chaque grand repli à revêtement, se trouve un petit pli de l'épithélium, qui renferme des muscles circulaires. Ceci donne ainsi de l'élasticité à l'organe.

— l'enveloppe, très réduite et interrompue, de muscles circulaires internes.

— de nombreux faisceaux musculaires longitudinaux, externes, rapprochés les uns des autres, sur une seule rangée. Autour du tube digestif, se rencontrent de nombreuses coupes de tubes de Malpighi.

A un plus fort grossissement, et en s'aidant de coupes tangentielles, on remarque que l'épithélium simple est presque cubique. Les cellules sont hexagonales, hautes de 15 à 20μ, les autres dimensions étant de 20 à 23μ × 15 à 20μ, à section presque carrée, séparées par des limites nettes. Leur noyau est très gros, fortement turgescent, sphérique, de 10μ de diamètre à grains de chromatine bien visibles et fortement colorés, central ou plus près de la base. Le cytoplasme est dense et granuleux. L'épithélium pariétal est recouvert d'une très mince intima cuticulaire, peu colorable, caractéristique de l'intestin postérieur. Entre le revêtement et l'épithélium des replis, l'intima persiste mais par endroits elle est plus difficile à voir.

Les coupes transversales rencontrent les replis en différentes directions. L'anatomie a indiqué que chaque repli est dirigé vers l'arrière, ainsi une coupe peut en toucher quelques uns vers leur extrémité libre et n'intéresser que le revêtement. Pour d'autres replis coupés à un niveau médian, on aperçoit un épithélium à revêtement fermé sur lui-même avec une lumière interne.

A la naissance des replis, on voit l'épithélium pénétrer en doigt de gant long et étroit vers le centre de la lumière intestinale. A ce moment, il se recouvre du revêtement qui atteint une épaisseur dépassant le double de celle des cellules épithéliales. L'axe des replis est donc creux, dans leur lumière, on rencontre des trachées à noyaux périphériques, aplatis et à épaississement cuticulaire disposé en spirales très lâches (ténidies).

Les muscles longitudinaux forment un manchon continu de faisceaux tandis que les fibres circulaires ne sont présentes que par endroits. Leur sarcoplasme est axial avec de nombreux noyaux en chapelets.

(1) Les iléons ont été fixés au Bouin alcoolique (ou mélange de Duboscq-Brazil) et inclus dans de la cytoparaffine (54-56°) Les organes ont été coupés transversalement ou longitudinalement au microtome, pour obtenir des coupes d'une épaisseur de 5 à 2,5μ selon les cas. Elles ont été colorées selon la méthode trichromique de Masson, trichromique de Prenant ou à l'hémalun-éosine.

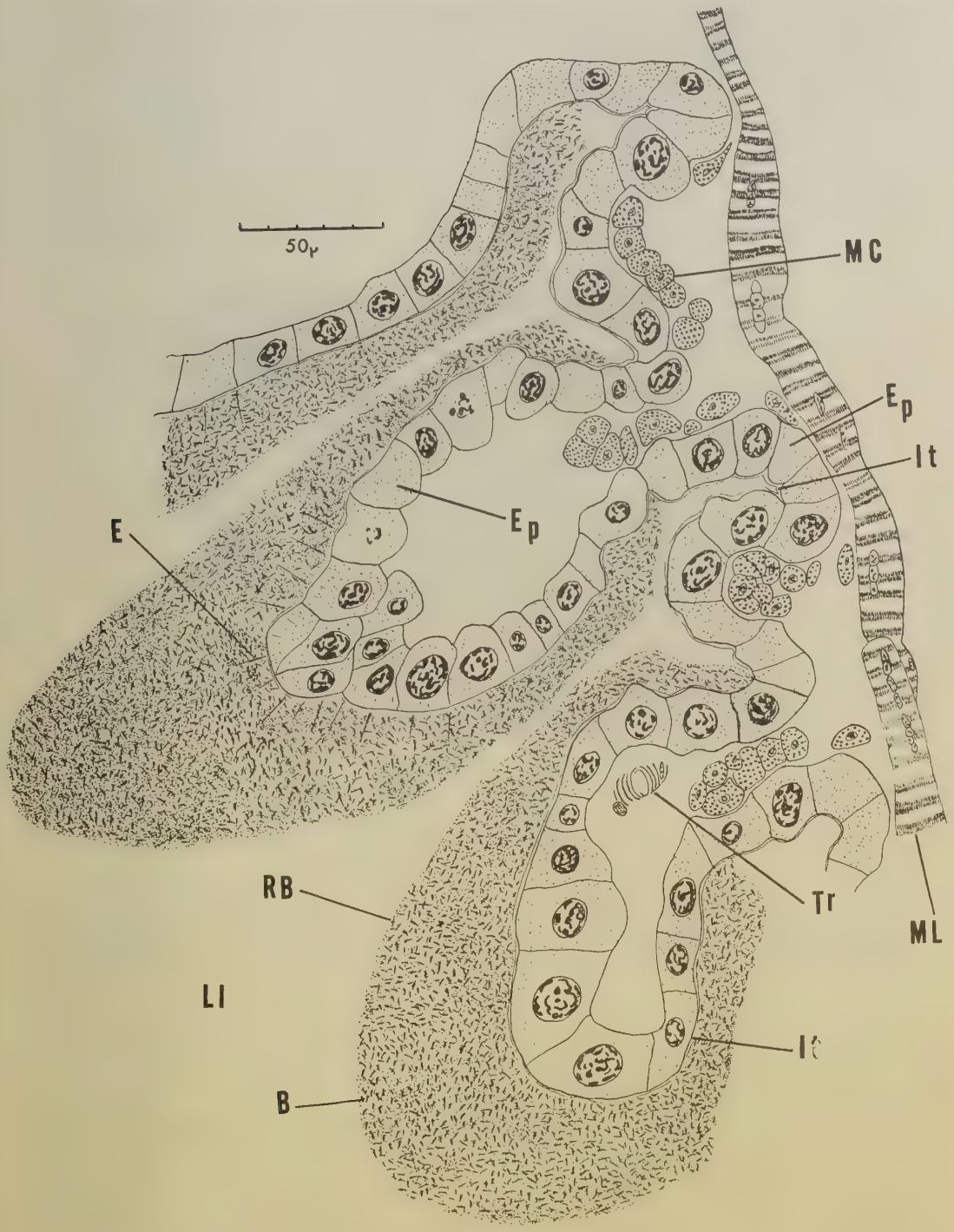


FIG. 9. — M. melolontha. *Imago. Iléon. Coupe longitudinale de quelques replis internes bactériens médians.*

D'après LISON, la réduction de la musculature, surtout de la musculature circulaire interne, s'observe dans le dispositif cryptosolénié déjà signalé dans l'anatomie (accolement des tubes de Malpighi à l'intestin, avec recouvrement par une mem-

brane). Ces particularités indiquent des relations d'échange entre le tube digestif et les tubes de Malpighi.

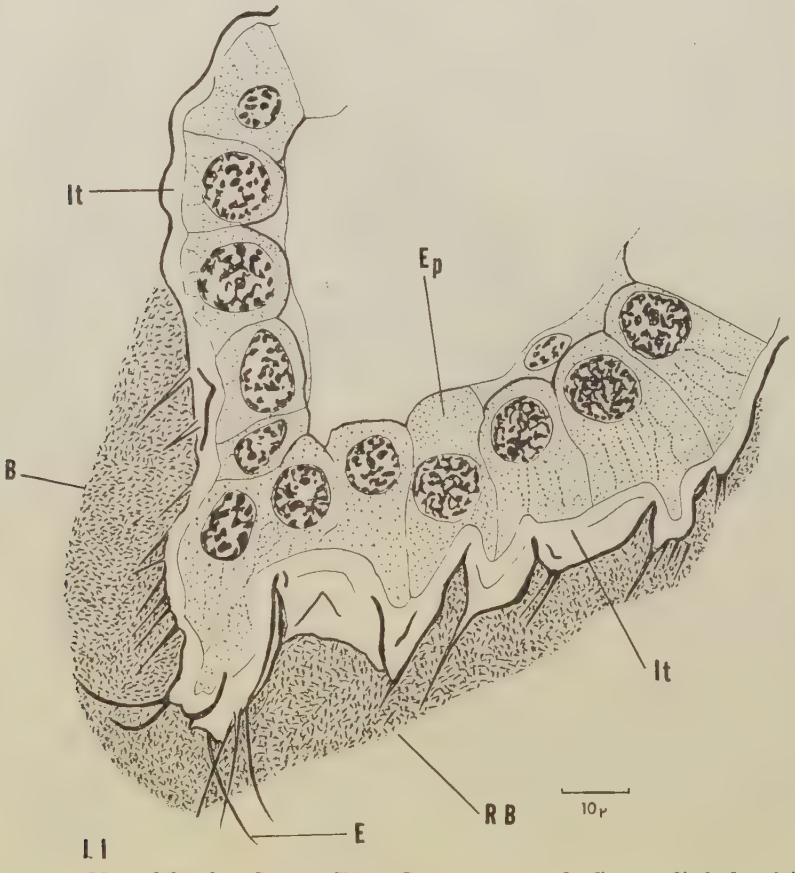


FIG. 10. — M. melolontha. *Imago. Iléon. Coupe transversale d'un repli de la région postérieure à revêtement bactérien et à fortes épines.*

La substance qui forme le revêtement apparaît granuleuse, hétérogène, fissurée. A l'immersion, on reconnaît des projections épineuses partant de l'intima cuticulaire adjacente à l'épithélium des replis, mais toute la masse du revêtement est bourrée de petits bâtonnets colorés en noir par l'hématoxyline, courts, moniliformes, de 1 à 4µ de long, extrêmement nombreux et placés en désordre. Ce sont des bactéries, elles sont situées entre les épines observées plus haut (Fig. 11) et elles paraissent engluées dans une sorte de gelée peu colorable.

Nous voici en présence d'un remarquable et intéressant cas d'association entre des bactéries et un coléoptère. Les bactéries ne sont pas intracellulaires, comme c'est le cas chez de nombreux insectes, mais extracellulaires. Elles ne sont pas cependant libres dans la lumière de l'intestin comme chez les larves de Lamellicornes par exemple, elles se tiennent tout contre les cellules épithéliales, à un endroit où celles-ci affectent une disposition spéciale en replis hérissés d'épines.

En 1913, STEUDEL, décrivait une épaisse cuticule sur les replis de l'iléon de *Melolontha vulgaris*.

BOUNOURE (1919) voyait dans ce revêtement « de minuscules gouttelettes claires, d'une couleur jaunâtre propre, lesquelles viennent s'accumuler en grand nom-

bre dans la partie profonde voisine de l'épithélium » (p. 185). Il n'avait pas à l'époque reconnu en ces petits corps des bactéries. Il avait remarqué l'aspect tout particulier de ce revêtement épithélial au niveau des replis, mais ce n'était pour lui qu'une « épaisse substance cuticulaire » qu'après avoir traité par la potasse, il considérait « comme de nature chitineuse ».

Or, la chitine qui forme l'intima de l'intestin postérieur ne prend pas l'hématoxyline comme le fait le revêtement mais est légèrement bleutée par le bleu d'aniline. Au niveau de l'iléon, elle est mince et reste incolore. Ce n'était point de la chitine.

Ph. Antoine

FIG. 11. — M. melolontha. *Imago âgé. Iléon. Bactéries du revêtement d'un repli interne.* (*Trichrome de Masson*). (× 2000).

LISON (1938) en étudiant les tubes de Malpighi, a signalé l'existence des bacilles et a appelé pour cela l'iléon ou segment II, segment bactérien (1).

En résumé, le revêtement est constitué d'épines partant de la cuticule entre lesquelles se trouve une gelée contenant une flore bactérienne homogène et très dense.

b) Extrémités de l'iléon.

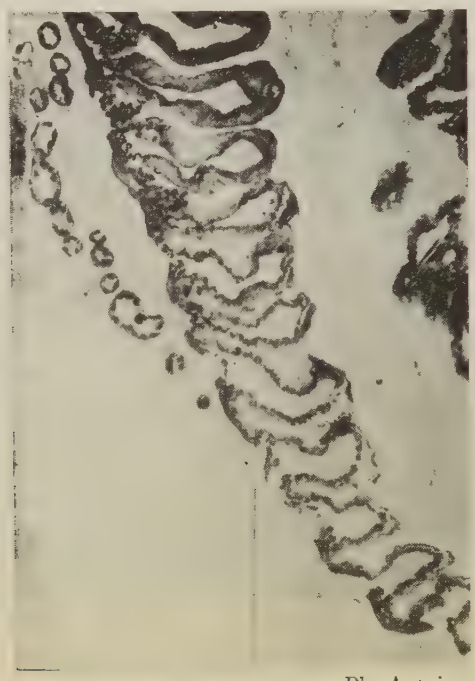
L'épithélium de la partie antérieure du segment I, qui précède l'iléon, est plissé avec une cuticule épaisse et transparente ne prenant pas les colorants et qui porte de petites épines disposées en rangées parallèles. Les cellules hautes ont un noyau basal. La tunique musculaire (surtout des fibres annulaires au nombre de 3 à 4 rangées) est épaisse. Au fur et à mesure que l'on gagne l'iléon, la musculature se réduit, ainsi que l'épaisseur de la cuticule.

L'anatomie a montré que les replis bactériens débutent brusquement dans la région antérieure de l'iléon. L'histologie confirme cette observation, ils sont d'emblée bien formés et ils contiennent dans leur revêtement, de suite épais, de nombreuses

(1) « A notre connaissance, la présence de ces symbiontes n'a pas été signalée chez *Melolontha* ; il y aurait intérêt à en approfondir l'étude. Comme celle-ci tomberait en dehors de notre sujet actuel, nous ne faisons que signaler ce dispositif particulier ». LISON (1938), (p. 197).

bactéries disposées en ordre quelconque. Au-dessus de la première rangée de ces replis, l'épithélium est dépourvu de tout repli et de toute bactérie.

Les replis moyens à épais revêtement bactérien laissent voir quelques épines partant de la cuticule, surtout lorsque le revêtement s'est décollé par artefact. L'intima est mince entre l'épithélium et le revêtement des replis. Un repli écrasé entre lame et lamelle, sans coloration, montre à l'examen microscopique une multitude de bactéries.



Ph. Antoine

FIG. 12. — M. melolontha. *Imago. Iléon. Région postérieure. Coupe longitudinale. Les derniers replis n'ont pas de revêtement bactérien* (× 50).

Les premiers replis postérieurs, déjà plus petits et moins développés mais encore noirs, montrent de fortes épines, longues et effilées à section basale circulaire et large, qui partent de la cuticule plus épaisse (Fig. 10). Le revêtement bactérien est moins développé. Quand on se dirige vers la partie postérieure, la cuticule des replis devient de plus en plus épaisse, et le revêtement bactérien disparaît peu à peu.

Quant aux derniers replis, que l'anatomie a révélé comme de fins diverticules incolores, ils apparaissent au microscope comme de simples replis de l'épithélium recouverte d'une très épaisse cuticule (se colorant en rose), d'où partent de nombreuses épines écailleuses, grosses et à apex pointu, de 20 à 23 μ de long. Il n'y a plus de revêtement (Fig. 12).

Cette conformation est vérifiée par l'observation par transparence d'un repli entre lame et lamelle.

L'épithélium de l'intestin postérieur qui fait suite à l'iléon forme de nombreux replis longitudinaux peu élevés. L'intima continue, uniforme, incolore ou légèrement bleutée (bleu d'aniline), est peu épaisse. La musculature redevient plus épaisse, c'est l'intestin postérieur typique. La lumière de l'intestin est vide s'il s'agit d'individus pris au cours du vol préalimentaire.

2° *Autres Mélolonthinae.*

La même disposition va se retrouver chez les autres genres de *Melolonthinae.*

Chez *Anoxia australis* SCHÖNH., d'après MINGAZZINI (1889), l'iléon ou « sacco » possède un épithélium à chitine de petite épaisseur formant des villosités (« villi ») garnies de longues et fines épines. Ces villosités seraient coiffées d'urates (« urato contenuto »). MINGAZZINI a reconnu, en outre, à l'intérieur des villosités une accumulation de corpuscules sanguins et en déduit une abondante circulation.

Sur une coupe transversale, la conformation est identique à *Melolontha* : on observe une rangée de nombreux faisceaux de muscles longitudinaux, une musculature circulaire interne réduite, un épithélium de 12,5 μ de haut à cellules hexagonales (visibles tangentiellement) formant des replis très serrés à revêtement bactérien de 25 à 40 μ d'épaisseur, dont les bactéries se voient aussi sur frottis. Entre chaque repli, l'épithélium dessine un tout petit repli.

Chez *Rhizotrogus aestivus.* OLIVIER, les cellules épithéliales ont les mêmes dimensions que chez *M. melolontha.* Leur noyau sphérique a 8 à 10 μ de diamètre. Le revêtement bactérien des 6 rangées de replis a une épaisseur de 45 à 50 μ (Fig. 14). La présence des bactéries a été également constatée par frottis. L'intima cuticulaire, mince sur l'épithélium pariétal et sur celui des replis, prend une teinte bleutée. On a observé le départ de petites épines de la cuticule des replis à revêtement bactérien. Quant aux replis postérieurs incolores et moins développés ils ne présentent que de fortes épines.

Chez *Amphimallon solstitialis.* LINNÉ, les replis antérieurs et moyens de l'iléon ont un revêtement bien visible de 30 à 50 μ (Fig. 15). A l'immersion et sur frottis, on y remarque des bactéries en bâtonnets de 2,5 μ à 4 μ de longueur comme chez les genres précédents. Les replis les plus postérieurs n'ont plus de bactéries mais simplement une intima se colorant en rosé, d'où partent de fortes épines chitinisées.

L'épithélium est hexagonal. Les cellules ont 20 × 14 × 17 μ de dimension en moyenne et un noyau de 10 μ de diamètre.

La lumière de l'intestin de quelques individus est absolument vide.

Chez *Amphimallon ater.* HERBST, les replis, beaucoup moins nombreux que chez les autres espèces, présentent toujours tous un épais revêtement de 50 μ avec de nombreuses bactéries en bâtonnets, dont la présence a été constatée, par frottis. Le revêtement forme une masse plus ou moins globuleuse (fig. 16).

Les cellules épithéliales de 15 μ × 10 μ × 10 à 15 μ ont un noyau de 8 μ de diamètre. Le revêtement est donc ici plus épais comparativement à celui des autres espèces. La cuticule incolore sur l'épithélium pariétal est teintée en bleuté entre le revêtement et l'épithélium du repli. Il n'y a pas de replis identiques aux replis postérieurs de *Melolontha.* Les seuls replis existants sont des replis à revêtement bactérien. On remarque bien le tube digestif vide. Ces insectes mâles, qui ont été récoltés au vol, ne mangent donc pas.

L'anatomie avait révélé de petites différences quant au nombre, à la forme et à la teinte des replis, mais un repli bactérien observé sur une coupe microscopique est identique chez tous les genres : l'épithélium, à cellules hautes, dont les dimensions varient peu avec la taille des différents genres, est recouvert d'un épais revêtement contenant de très nombreuses bactéries et des épines plus ou moins grosses qui seraient comme un support du revêtement. Le revêtement serait un enchevêtrement de fines épines de cuticule, entre lesquelles se seraient logées une multitude de bactéries.

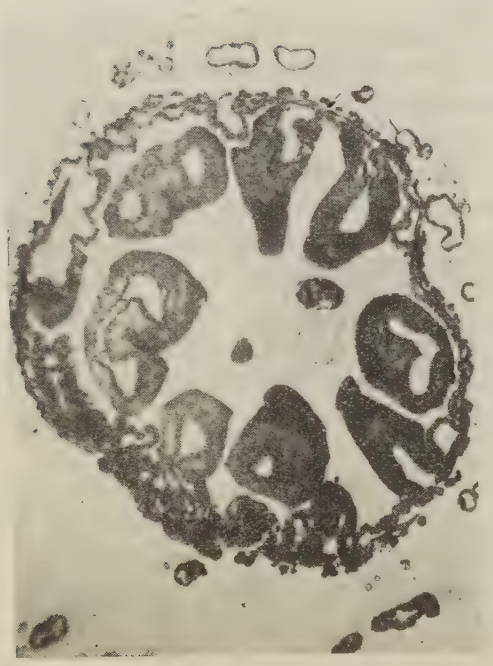


FIG. 13. — M. melolontha. *Imago âgé. Iléon. Coupe transversale des replis de la région antérieure* (*trichrome de Masson*) (× 50).

Ph. Antoine

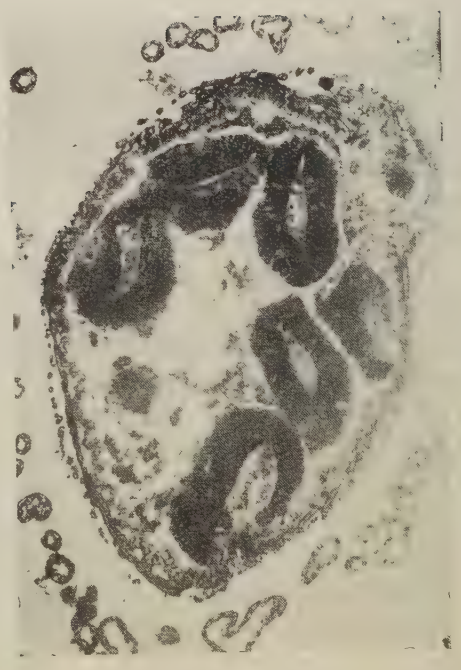


FIG. 14. — Rhitotrogus aestivus. *Imago. Iléon. Coupe transversale des replis internes* (*tr. Masson*) (× 65).

Ph. Antoine

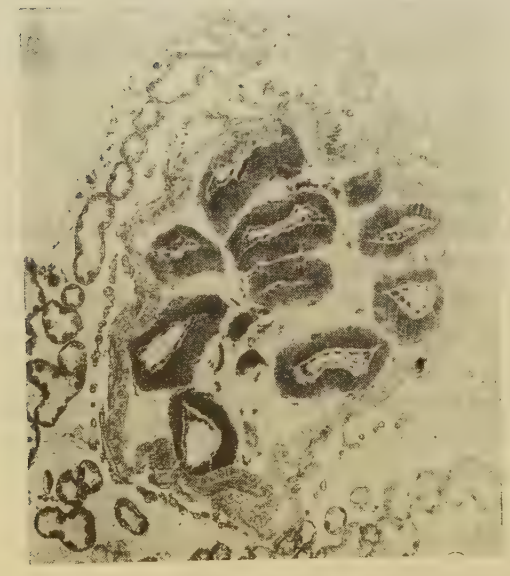


FIG. 15. — Amphimallon solstitialis. *Imago. Iléon. Coupe transversale des replis internes* (*tr. Masson*) (× 65).

Ph. Antoine

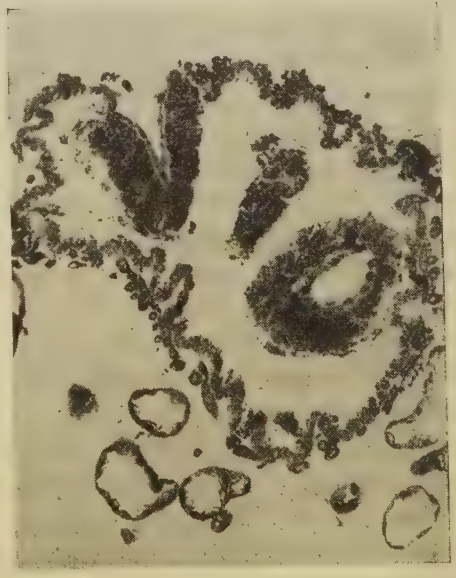


FIG. 16. — Amphimallon ater. *Imago. Iléon. Coupe transversale des replis internes* (*tr. Masson*). (× 100).

Ph. Antoine

3° *Remarques à propos de la famille des Passalidae*

Parmi les Lamellicornes, la famille des *Passalidae* (Mac Leay 1819) présente au début de l'intestin postérieur une dilatation rappelant celle des *Melolonthinae*. Ces insectes tropicaux (Amérique du Sud et du Nord) vivent en colonies dans le bois vermoulu qui constitue aussi leur nourriture.

Chez l'imago de *Passalus* sp. l'intestin moyen et postérieur sont séparés par une valvule pylorique. Après celle-ci M. T. Patterson (1937) distingue un premier et court segment (« anterior pyloric section ») où l'intima des cellules épithéliales cubiques forme de petites dents courtes qui serviraient au filtrage et au broyage des aliments. Cette première région ne comporte aucun repli.

Vient ensuite un segment beaucoup plus long appelé « postérior pyloric section », où l'épithélium plissé forme 6 rangées longitudinales de diverticules en forme de sac (« pouches »). En outre, l'intima de ces poches porte en certains points de longues épines tout comme dans l'iléon des *Melolonthinae*.

Malgré cette analogie, une grande différence sépare les imagos car les replis de l'intestin postérieur de *Passalus* sont pleins et remplis de cellules et non pas creux et en doigt de gant. Ils sont, d'autre part, dépourvus de revêtement bactérien mais à leur niveau se développe une remarquable flore de champignons (Phycomycètes) parmi lesquels le genre *Enterobryus* étudié par R. et H. Heymons en 1934. Ces organismes symbiotiques sont absorbés au moment de la prise de nourriture.

B. — La métamorphose chez *Melolontha*

1° *La Larve*

Une coupe transversale de l'intestin grêle de la larve montre un épithélium à une seule rangée de cellules hautes de 12,5 μ présentant une vingtaine de petits replis longitudinaux. Il est entièrement recouvert d'une épaisse cuticule de 18 à 20 μ, qui prend une teinte bleue pâle, devenant plus sombre à la périphérie (coloration trichromique de Masson). Avec l'hémalun-éosine, seule la partie située du côté de la lumière est rosée, le reste est incolore. L'intima est hérissée de petites épines pointues disposées en lignes parallèles et qui prennent fortement la coloration rouge vif de Ziehl, alors qu'elles sont difficilement visibles avec les autres procédés de coloration. Ceci révèle une propriété d'acido résistance. La musculature est épaisse avec trois couches de muscles circulaires et une mince assise de faisceaux longitudinaux.

La musculature de la chambre proctodéale est pauvre avec quelques faisceaux longitudinaux très distants les uns des autres.

Wildbolz (1954) distingue dans la partie antérieure un épithélium très plat qui alterne avec des cellules plus hautes portant des expansions cuticulaires branchues (bäumchenartige Ausstülpung) dirigées vers la lumière de l'intestin où elles constituent des papilles coiffées d'un revêtement granuleux.

Un frottis de ce contenu granuleux a révélé la présence de bactéries.

Le contenu de la lumière intestinale renferme des cellules et des débris végétaux mais aussi une riche flore bactérienne. Werner (1926), Buchner (1953) et Wildbolz (1954) indiquent que le puissant « Dickdarm » des larves de Lamellicornes est une chambre de fermentation (Garkämmer) où se développent des bactéries qui

joueraient un rôle important dans la digestion de la cellulose. En effet, WERNER a isolé dans les larves de *Potosia cuprea*, *Bacillus cellulosans fermentans*, WERNER, qui attaque la cellulose ; les bactéries sont absorbées en même temps que le bois pourri dont se nourrissent les larves de ces Cétoines.

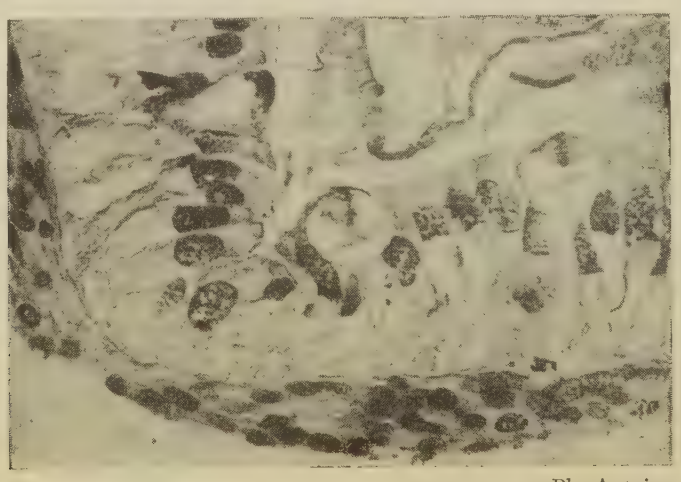
2° *La Nymphe*

a) *la nymphe jeune.*

Une nymphe de 8 à 10 jours montre un intestin postérieur droit, non différencié, et sans repli. La section du tube digestif, un peu au-dessous des tubes de Malpighi, à l'emplacement de l'iléon, est circulaire. En coupe transversale, de l'intérieur vers l'extérieur, on voit un épithélium à une seule rangée de cellules très hautes formant une circonférence et une ceinture très serrée de fibres musculaires contenant de très nombreux noyaux. Ces fibres sont enchevêtrées et sans direction définie.

Les cellules épithéliales sont un tissu en pleine division, on y observe de nombreuses figures de mitose.

Les cellules au repos sont très hautes et étroites, serrées les unes contre les autres. Leur dimension est de 10 à 15 μ × 40 à 55 μ. Le cytoplasme très condensé à la partie supérieure de la cellule, est au contraire vacuolaire à la partie basale. Le noyau volumineux, plus ou moins ovale, de 7,5 × 10 μ × 12,5 à 15 μ, occupe le centre des cellules. Les limites cellulaires sont nettes, droites dans les 2/3 antérieurs mais plissées en accordéon à leur base. Dans certains cas, le noyau se trouve vers le sommet.



Ph. Antoine

FIG. 17. — M. melolontha. *Nymphe de 8 à 10 jours. Iléon. Coupe transversale (aucun repli). Cellules hautes au repos. A la surface, quelques cellules en division en métaphase. (Hémalum).* (× 400).

Les cellules en voie de division, sont grandes (25 μ × 25 μ à 35 μ × 40 μ), plus ou moins sphériques et elles font hernie à la surface de l'épithélium (Fig. 17). Les chromosomes y sont bien individualisés et l'on observe souvent des métaphases et des anaphases.

Le noyau émigre donc vers la périphérie pour se diviser. En même temps, la cellule s'amincit vers la base et se renfle vers la surface pour se trouver bientôt presque entièrement sur le bord de la lumière. Les noyaux des deux cellules adjacentes se trouvent rejetés sous cette grosse cellule de surface.

Les cellules épithéliales sont recouvertes d'une substance granuleuse, fissurée qui se délamine. Son épaisseur est de 7,5 μ à 10 μ. Elle est en presque totalité décollée. Les cellules, qui montent à la surface de l'épithélium pour se diviser, doivent repousser cette cuticule. Un reste transparent se trouve dans la lumière du tube digestif, il correspond sans doute à l'intima ancienne et il indique que la cuticule se remanie souvent. On n'observe aucun repli et il n'y a aucune bactérie.

b) *La nymphe âgée.*

Nymphe de 21 jours, (couleur jaune orangé, yeux et stigmates du pronotum et des quatre premiers segments abdominaux commençant à brunir).

Elle présente un iléon à replis internes, comme cela a été observé dans le chapitre traitant de l'anatomie. Ces replis sont incolores et uniquement formés par l'épithélium sans revêtement bactérien. La musculature externe est faible (Fig. 18). En coupe transversale, l'épithélium a une seule rangée de cellules toutes identiques : hautes (12,5 μ × 30 μ), toutefois moins que chez la jeune nymphe de 10 jours. Sur une coupe tangentielle, elles apparaissent hexagonales et lorsque la coupe passe au niveau du noyau, celui-ci occupe tout l'espace cellulaire. Le noyau est en effet volumineux, de 10 μ de diamètre, il est placé au centre de la cellule, sphérique, turgescent, à nombreuses inclusions.

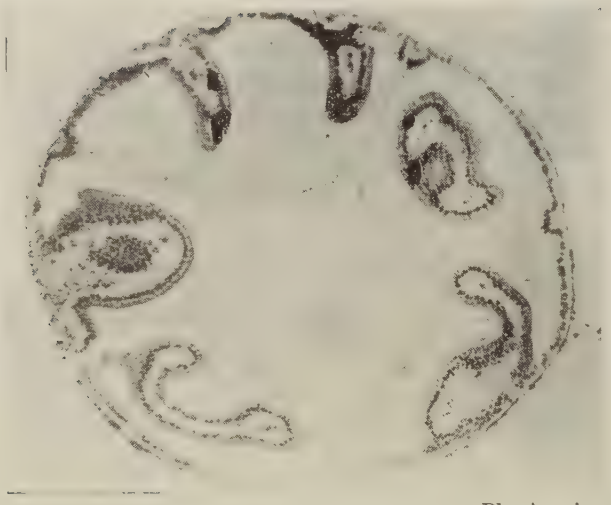
Le cytoplasme est différencié en deux parties à caractères opposés (Fig. 19 A) : sous le noyau, il est clair, non coloré et très peu dense ; du côté apical, il est condensé, granuleux et chromatique. Cet épithélium à cellules hautes, noyau turgescent et arrondi, cytoplasme abondant au-dessus du noyau manifeste un caractère secrétoire marqué.

L'épithélium des replis est recouvert par une substance granuleuse de 7,5 μ d'épaisseur, vacuolaire par endroits (elle se colore en bleutée par le bleu d'aniline du Trichrome de Masson, ou en verdâtre par le vert lumière du Trichrome de Prenant, ou encore en violet par l'hémalun, hémalun-éosine). Cette substance se détache en lames minces sur lesquelles on observe des lignes de granulations parallèles les unes aux autres et situées dans un plan perpendiculaire à la lumière de l'intestin. Elles seules prennent les colorants. Ce revêtement est très mince sur l'épithélium pariétal. Sur les replis, il est souvent décollé, il n'y a pas de bactéries sur les replis.

La même observation a été faite sur une nymphe de 25 jours.

Chez les nymphes un peu plus âgées (28 jours ou 30 à 34 jours, avec dans ce dernier cas, tête, pronotum, scutellum et pygidium déjà noircis), l'anatomie révèle toujours un iléon incolore à replis internes transparents bien formés. Toutefois, l'histologie présente des différences remarquables. L'épithélium pariétal, et celui qui forme les replis, ont toujours une seule rangée de cellules de 12,5 μ × 20 à 25 μ de haut, donc moins hautes que dans les cas précédents et moins serrées. Ceci indiquerait un caractère secrétoire moins accentué. Le noyau toujours arrondi et turgescent est maintenant situé à la base des cellules. Son diamètre est de 7,5 μ × 10 μ. Le cytoplasme périnucléaire est peu dense, peu coloré. Il y a une petite couche de cytoplasme apical dense et foncé (Fig. 19 B).

Le fait nouveau est le suivant : Les replis épithéliaux, à l'exception de toute autre partie de l'épithélium, portent de fins et nombreux filaments dressés ressemblant à des cheveux, presque des cils, de 35 à 50 μ de long, qui partent en touffes de la cuticule (celle-ci est colorée en rose par le ponceau de xylidine du Trichrome de Masson



Ph. Antoine

FIG. 18. — M. melolontha. *Nymphe de 21 jours. Iléon. Coupe transversale montrant les replis internes en formation. (Hémalun. vert lumière)* (× 45).

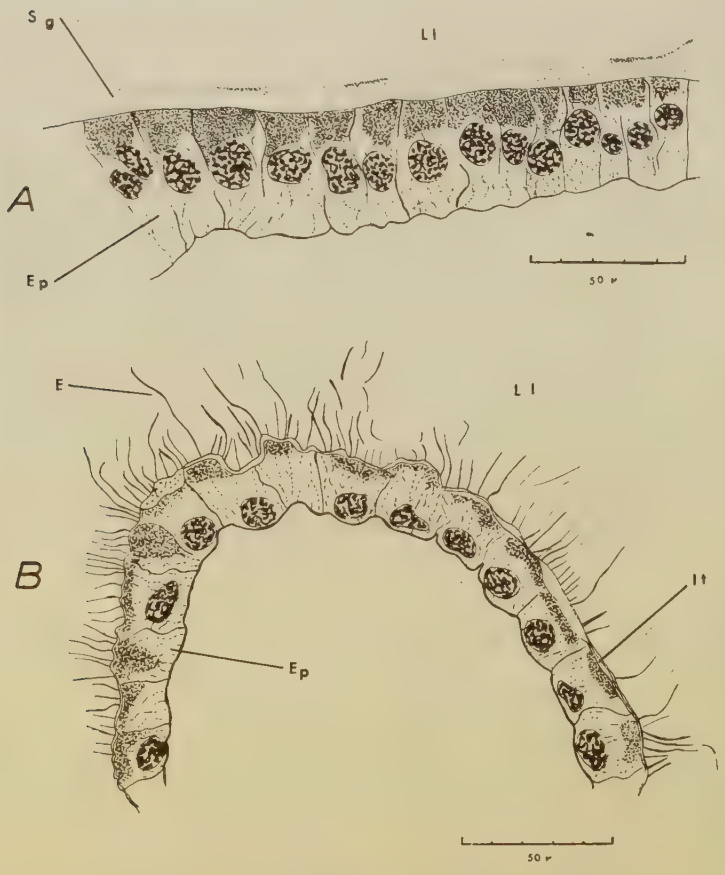


FIG. 19. — M. melolontha. *Nymphe. Iléon.*

A: à 21 jours. Détail de l'épithélium d'un repli interne. . — B : à 27 jours. Coupe transversale d'un repli interne montrant les très fines épines cuticulaires.

et par l'éosine de l'hémalun-éosine) qui recouvre les cellules à face externe un peu bombée. Ces épines fines sont serrées, droites, presque invisibles car incolores et très nombreuses à raison d'une centaine sur la face bombée de chaque cellule. Elles sont bien visibles sur une coupe optique (Fig. 20). Quand l'intima a été coupée presque tangentiellement, on voit des petits pores noirs, point de départ d'autant de fines épines, ils sont groupés par taches correspondant chacune à une cellule hexagonale, on compte 80 à 100 pores par tache (Fig. 21).

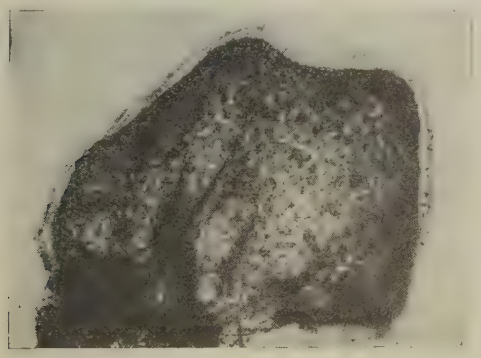


FIG. 20. — M. melolontha. *Nymphe de 24 à 28 jours. Iléon. Repli interne isolé montrant les très fines épines* (× 120).
Ph. Antoine

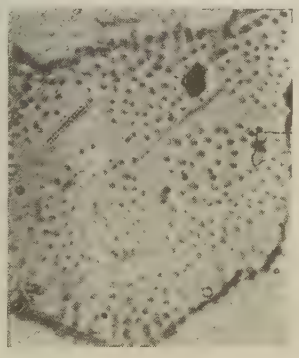


FIG. 21. — M. melolontha. *Nymphe de 27 jours. Iléon. Coupe tangentielle de la cuticule d'un repli interne. Départ des très fines épines groupées à raison de 80 environ par cellule. (tr. Masson).* (× 750). Ph. Antoine

Grâce à un décollement de l'intima cuticulaire on peut voir de nombreuses projections cytoplasmiques, fines et longues, et les mêmes figures se répéter sur l'intima adjacente décollée. Les fines épines sont donc d'origine cytoplasmique et cuticulaire à la fois.

Les replis postérieurs ont déjà de grosses et fortes épines comme chez l'imago, ici, il y aurait donc une forte sclérotisation.

Apparemment, on n'observe pas encore la présence de bactéries. A l'intérieur de la lumière, il y a un résidu transparent, déchet de l'intima cuticulaire renouvelée.

3° *Le jeune imago*

Chez un imago disséqué le jour de la nymphose (qui a duré 34 à 37 jours) et chez un imago de 5 jours, l'iléon est incolore et les replis internes entièrement développés n'ont pas encore de coloration propre.

En coupe transversale, l'iléon paraît identique à celui des nymphes très âgées. La musculature est réduite. L'épithélium des replis est formé de cellules hexagonales de 12 à 15 μ de large et 20 μ de haut, à noyau basal de 10 μ de diamètre. De la mince cuticule sortent les mêmes épines très fines, longues de 25 μ (Fig. 22). Mais ici les premières bactéries commencent à apparaître. On n'est pas encore en présence de la forte densité visible dans les épais revêtements noirs des Hannetons à iléon foncé, mais de minuscules amas de bactéries se trouvent à l'extrémité des longues et fines épines et quelques bactéries éparses se logent entre eux. Elles sont aussi visibles par écrasement d'un repli entre lame et lamelle.

La présence de ces bactéries pose le problème de leur origine, problème qui fera l'objet du chapitre suivant.

L'imago très jeune a des replis incolores et transparents, les bactéries quoique présentes y sont en petit nombre. Vers 21 jours, les bactéries sont plus abondantes et les replis encore transparents commencent à noircir. Enfin, à l'âge d'un mois, ils sont très noirs et opaques.

Ph. Antoine

FIG. 22. — M. melolontha. *Imago de 2 jours. Iléon. Coupe transversale d'un repli interne montrant les très fines épines.* (*Ziehl*). (× 260).

Les bactéries elles mêmes sont incolores. La couleur des replis serait-elle due à des sécrétions de l'hôte, au moment où celui-ci est envahi localement par les bactéries ?

III. — ÉTUDE DES BACTÉRIES

A. — POSITION SYSTÉMATIQUE

A l'Institut Pasteur, M^lle^ de BARJAC du service de M. le Docteur BONNEFOI, a bien voulu se charger des cultures et de la détermination de souches bactériennes isolées des replis internes de l'iléon imaginal de *Melolontha melolontha*.

L'iléon a été séparé du reste de l'intestin et sa surface externe cautérisée. Des replis internes cautérisés à la pipette flambée ont été prélevés et mis en culture (en tube de 22), dans deux types de milieu liquide (bouillon Oxoïd et milieu au thioglycollate) pendant 48 heures à l'étuve à 30°.

Au bout de 48 heures, on fait un prélèvement avec une pipette Pasteur (ouverte ou non) et un étalement par stries sur 5 geloses nutritives inclinées usuelles, sans recharger (6 fois de suite). Cette opération a été effectuée dans 30 tubes mis à 30° pendant 48 heures. Le milieu de base de gélose à 20 p. 1000 contient de nombreux éléments minéraux P, Mg, Mn, Fe, Ca et de la peptone Vaillant 7,5 p. 1000.

48 heures après, on procède à un repiquage par colonies. Une colonie isolée est purifiée par étalement sur gelose inclinée. On prélève 20 colonies différentes où il est remarquable de constater la grande homogénéité de bacilles courts à Gram négatif.

Les méthodes de culture employées ne révèlent que des bactéries aérobies et anaérobies facultatives, jamais des anaérobies strictes.

A l'œil nu, on note parmi les 20 colonies, 2 principaux types de colonies seulement. Finalement 4 colonies (2 de chaque type) ont été retenues et déterminées par leurs principaux caractères biochimiques. Ce sont les souches H_2, H_3, H_9 et H_{10}.

H_2 et H_{10} présentent un type de colonie opaque, blanche, bombée, lisse, brillante, à bacilles courts, fins, immobiles, seuls ou par 2.

H_9 est un type de colonie plus transparente, bleuâtre, bombée, lisse, à bacilles courts, souvent presque ovalaires, très mobiles, seuls ou par 2.

H_3 est du même type de colonie que H_9.

Les Bactéries (Schizomycètes, ordre : Eubactériales, s/ordre : *Eubactériinae*) se situent toutes dans la famille des *Enterobacteriaceae* (Rahn 1937) tribu des *Escherichéae*. Parmi les formes identifiées figurent un *Citrobacter* (H_9) = *Escherichia freundii* (Braak) et des Coliformes (H_2, H_3, H_{10}).

Les *Escherichia* sont des bactéries en bâtonnets rectilignes, de 2 μ à 3 μ de long sur 0,5 μ de large, Gram négatif : non sporulés, mobiles, aérobies facultatifs, à polymorphisme fréquent, déjà signalés dans le tube digestif des insectes.

En 1941, Steinhaus isole *Escherichia freundii* du tube digestif de la larve de *Samia cecropia* L. (Lépidopt. *Saturniidae*) et de celui de l'adulte de *Paria canella* Fab. var. *gilvipes* (Coléopt. *Eumolpidae*). *E. freundii* n'avait jamais été isolé de *Melolontha melolontha*.

Les Coliformes, groupés dans le genre *Aerobacter*, en bâtonnet, Gram négatif, non sporulés, renferment toute une collectivité de bactéries saprophytes du sol, très fréquentes et que l'on rencontre également dans le tube digestif des insectes. Leur détermination en genre et espèce est très compliquée.

En 1941, Steinhaus isole du tube digestif d'une dizaine d'espèces d'insectes sains des bactéries coliformes ressemblant à *E. freundii*.

Des frottis de replis à l'état frais, permettent de constater directement et rapidement la présence de ces bactéries en bâtonnet, Gram négatif et leur très grande uniformité dans tous les replis internes de l'iléon.

B. — Mécanisme de l'Infestation

On a précédemment signalé l'existence de petits Hannetons, qui, adultes, ne se nourrissent presque pas ou pas du tout (*Amphimallon solstitialis et ater*) et qui possèdent cependant des bactéries dans le revêtement des replis internes de l'iléon.

D'autre part, des imagos de *Melolontha* pris au cours du vol préalimentaire, c'est-à-dire avant qu'ils aient pu gagner la forêt pour se nourrir, ou à la sortie de terre dans des filets, ou par sondages dans le sol à partir d'un mois après la nymphose ont déjà des bactéries dans les replis internes de l'iléon, quoiqu'ils n'aient pas encore mangé. Les bactéries ne sont donc pas ingérées en même temps que les feuilles dont se nourrissent ces imagos, après leur sortie de terre.

Les bactéries seraient-elles transmises d'une génération à l'autre par l'intermédiaire de l'œuf ? L'ovaire, la formation des œufs et leur développement étudiés par Vogel (1950) ne révèlent pas l'existence de souches bactériennes dans ceux-ci. On ne trouve pas comme chez *Periplaneta americana* de bactéries dans un « mycetocyte » ou entre les oocytes et les cellules folliculaires dans les ovarioles.

Je ne trouve pas les bactéries chez la jeune nymphe, ni chez la nymphe âgée de 20 jours. Les bactéries sont également absentes des replis à fines épines de la nymphe de 27 jours (à ce stade les replis sont tout à fait semblables à ceux de l'imago très jeunes, seule la présence ou l'absence de bactéries distingue ces 2 stades).

D'où viendraient donc les bactéries ? Peut-être du sol car ce sont des bactéries saprophytes du sol. L'infestation pourrait se situer à la fin de la nymphose ou plutôt tout au début de la vie imaginale.

Dans le sac de fermentation, constitué par la chambre proctodéale de la larve, pullulent des bactéries libres dans la lumière ou localisées dans les petites papilles de la paroi interne, bactéries ingérées en même temps que les racines. Vraisemblablement toute la population intestinale est expulsée à chacune des exuviations avec l'intima nymphale cuticulaire. Une nouvelle contamination interviendrait à chaque stade larvaire.

Après la mue, la possibilité de renouvellement de cette flore bactérienne paraît peu probable en raison de l'arrêt de l'alimentation au stade nymphal. Peut-être y aurait-il à ce stade nymphal une souche bactérienne (provenant des bactéries présentes dans la larve ou d'ailleurs) localisée dans une partie du corps encore inconnue et qui contaminerait en quelques jours tous les replis dont on a suivi la formation ?

Le mode de l'infestation reste encore un problème mais, fait certain, celle-ci se produit avant la prise de nourriture de l'imago.

Avant l'âge d'un mois, les imagos encore enfouis dans le sol ont déjà une flore bactérienne très dense et très homogène localisée dans le revêtement des replis internes de l'iléon. L'infestation est spécifique et uniforme.

IV. — SIGNIFICATION DES REPLIS ET DE LA PRESENCE DES BACTÉRIÉS

Il est intéressant de constater la présence de replis bactériens dans l'iléon de genres de *Melolonthinae* dont les modes de vie présentent des oppositions marquées (Couturier, Robert, 1954). Les imagos de *Amphimallon solstitialis* sortent de terre peu de temps après la mue imaginale, ceux de *M. melolontha*, au contraire, subissent une diapause de 7 mois. Cette différence semble indiquer le caractère primitif de l'infestation bactérienne au début de la vie imaginale, celle-ci serait maintenue à ce moment du développement après l'apparition de la diapause. Elle se serait maintenue aussi malgré la diversité des régimes alimentaires exclusivement phytophages, les uns mangent beaucoup (*M. melolontha*, *Rh. aestivus*), les autres se nourrissent à peine ou pas du tout (*Amphimallon solstitialis*, *A. ater*). La réduction des replis chez *A. ater* correspondraient à des besoins plus limités et à un stade d'évolution plus avancé que *A. solstitialis*.

Pour Straus-Durckheim (1828) l'iléon représente un « appareil de rumination ».

Vogt et Yung (1894) pensent que les replis « servent probablement à retarder l'écoulement des produits de la digestion et à assurer leur absorption ».

D'après Steudel (1913), l'iléon jouerait un rôle important dans l'absorption et dans la sécrétion. Des imagos de Hanneton sont nourris pendant 2 jours de feuilles contenant du fer, celui-ci est mis en évidence par la coloration bleue de la « Berliner Blaureaktion ». Seule de tout l'intestin postérieur, la forte « Cuticula » des replis de l'iléon prend vivement le fer et surtout dans sa partie basale. Le cytoplasme des cellules épitheliales n'est, par contre, absolument pas imprégné de fer. Steudel conclut de ces expériences que « in Dickdarm des Maikäffers Absorption stattfindet ». Il est intéressant de constater que le revêtement prend vivement une certaine coloration mais ceci ne semble pas renseigner sur le rôle de l'iléon.

Les bactéries contribuent-elles à la digestion des aliments et en particulier de la cellulose, rôle qu'on leur attribue très souvent chez les Insectes ? Cette hypothèse serait plausible si *Amphimallon ater* était seul à ne pas s'alimenter à l'état d'imago ; les

replis internes y sont, en effet, moins nombreux que chez les autres espèces et on pourrait lier ce fait à l'absence d'alimentation. Mais *Amphimallon solstitialis*, qui se nourrit peu, présente cependant des replis bactériens aussi bien développés que les espèces les plus voraces. Il n'est donc pas évident que les bactéries soient essentielles à la digestion.

Selon G. Ricou (1958), le contenu de l'intestin postérieur de l'imago de *M. melolontha* est acide (pH = 6,7) tandis que celui du mésenteron est légèrement alcalin (7 à 7,2). La protéase qui apparaît dans l'intestin moyen montre une grande activité dans le milieu acide de l'intestin postérieur dont fait partie l'iléon. Il semble donc probable que cette diastase digére peu à peu les bactéries, celles ci se renouvellent sans cesse en utilisant les substances ingérées par l'insecte selon un processus analogue à celui proposé par Werner (1926) et Wiedmann (1930) pour les larves saprophages de *Cétoninae*.

Les bactéries peuvent avoir des rôles multiples. Ainsi, chez les *Anobiidae*, les microorganismes localisés dans des caecums à la partie antérieure de l'intestin moyen ne jouent aucun rôle dans la décomposition de la cellulose. Koch (1933) a pu leur attribuer un rôle dans la formation de vitamines en raison du retard considérable de croissance accompagnant leur disparition.

Quel est le rôle des bactéries des replis internes de l'iléon dans la formation de vitamines nécessaires à la croissance ou même à la survie ? Il faudrait faire agir des antibiotiques pour détruire la flore des replis, dès son apparition, et étudier ensuite le développement de l'insecte privé de bactéries. S'agit-il simplement de saprophytes ou plutôt de symbiontes ?

Les bactéries intestinales peuvent produire des enzymes. Day et Waterhouse (1953) citent la production de carbohydrases par les bactéries chez *Hypoderma* et *Phormia*.

Il est remarquable de constater la présence de bactéries très nombreuses chez des imagos de Hanneton très jeunes à une époque où, quoique l'insecte soit en état de diapause, l'ovogenèse et l'évolution des testicules se poursuivent comme l'a montré Hurpin (1953-1955). Quel rôle joueraient-elles à ce moment ?

RÉSUMÉ

L'iléon de l'imago de *Melolontha melolontha* L., est une partie renflée et brunâtre située dans l'intestin postérieur, un peu après le départ des tubes de Malpighi. Sa surface interne présente 6 rangées longitudinales de replis noirs, en doigts de gant, rattachés à leur base à la paroi de l'iléon mais dont le bord libre en obstrue en grande partie la lumière. Ces replis sont empilés les uns sur les autres à raison d'une quarantaine par rangée.

L'étude histologique a apporté des précisions nouvelles sur la nature de l'épais revêtement (40-50 μ)qui recouvre l'épithélium de chaque repli à l'exclusion de l'épithélium pariétal.

Considéré comme une épaisse cuticule depuis les études de Steudel (1913) et Bounoure (1919), le revêtement est en fait une formation non cuticulaire bourrée de bactéries en bâtonnet, Gram négatif, dont la présence a été constatée par frottis

et sur des coupes histologiques. Ces bactéries ont été déterminées à l'Institut Pasteur comme appartenant à la tribu des *Escherichieae* (*Escherichia freundii* et Coliformes).

La flore bactérienne, extrêmement dense, est absolument homogène et remarquablement localisée à un endroit où l'épithélium forme des replis qui de plus sont hérissés d'épines.

Les replis de la région antérieure de l'iléon sont d'emblée bien formés et portent un revêtement bactérien ; ceux de la région postérieure ne possèdent pas de bactéries, ce sont de simples replis de l'épithélium dont l'intima épaissie porte de très fortes épines.

L'iléon a été étudié chez des espèces et genres voisins :

Melolontha hippocastani Fab. identique à *M. melolontha* L.

Anoxia australis. Schön. à iléon à replis de teinte café au lait jaune clair.

Rhizotrogus aestivus Ol. à replis internes blanc jaunâtre.

Amphimallon solstitialis L. à replis jaunâtres

Amphimallon ater. Her. à replis jaunâtres mais avec réduction des rangées longitudinales (2 ou 3) et du nombre de replis par rangée.

Chez ces différents genres, les replis internes de l'iléon présentent aussi un revêtement bactérien.

Il est intéressant de constater l'existence des replis bactériens dans l'iléon de genres de *Melolonthinae* dont les modes de vie présentent des oppositions marquées. Les uns mangent beaucoup (*Melolontha, Rh, aestivus*), les autres se nourissent à peine (*Amph. solstitialis*) ou pas du tout (*A. ater*), la réduction des replis chez *A. ater* correspond sans doute à des besoins alimentaires plus limités que ceux d'*A. solstitialis*.

Les autres sous-familles de *Scarabeidae* (*Cetoninae, Rutelinae, Dynastinae*) et les *Geotrupidae* n'ont pas d'iléon à replis internes. Ceux-ci sont connus chez les *Passalidae* mais ils sont dépourvus de revêtement bactérien, et, à leur niveau, se développent des Phycomycètes.

L'étude des modifications du tube digestif au cours de la métamorphose chez *M. melolontha* montre que la larve et la prénymphe ne présentent aucune formation rappelant l'iléon de l'imago. Chez la toute jeune nymphe, l'intestin est un tube droit et transparent dépourvu de toute différenciation en iléon. A un stade nymphal plus avancé, on voit apparaître les premiers replis comme de simples bourrelets de l'épithélium. Chez la nymphe âgée l'iléon présente encore des replis internes transparents et incolores.

Au point de vue histologique on remarque que l'épithélium des replis est recouvert tout d'abord d'une substance granuleuse de 7,5 μ d'épaisseur dépourvue de bactéries, et que, vers la fin de la nymphose, les replis portent de nombreuses épines très fines de 30 à 35 μ de long partant d'une mince intima à raison d'une centaine par cellule. On ne note pas encore la présence de bactéries.

L'iléon du jeune imago est transparent comme celui de la nymphe âgée mais ici apparaissent les premières bactéries entres les fines épines. Très rapidement tous les replis à fines épines se garnissent d'une flore bactérienne extrêmement dense et homogène dont la localisation, vraiment remarquable, se manifeste par le changement de teinte des replis qui deviennent gris, puis noirs. Les bactéries elles-mêmes étant incolores, cette pigmentation, différente d'un genre à l'autre, serait peut-être due à une sécrétion de l'hôte.

Ainsi, les replis se forment pendant la nymphose et les microorganismes se mettent en place dès les premiers jours de la vie imaginale.

Le rôle de ces bactéries et le mécanisme de l'infestation ne sont pas encore connus.

Reçu pour publication en Juillet 1961

RÉFÉRENCES BIBLIOGAPHIQUES

BALACHOWSKY A., MESNIL L., 1935-36. Les Insectes nuisibles aux plantes cultivées, Paris. 1921 pp.

BEREZINA V. M., 1937. *Rhizotrogus aestivus* OL. p. 217-218. In Summary of the scientific Research Work of the Institute of Plant Protection for the year 1936. Part I. *Lenin. Acad. Agric. Sc.*, Leningrad. 252 pp. d'après *Rev. Appl. Ent.* 1938. 26.

BERLESE A., 1909. Gli Insetti, vol. 1, Milano.

BONNEMAISON L., 1946. Remarques sur la symbiose chez les Pentatomidae (Hemipt.). *Bull Soc. Ent France*, **51**, 40-42.

BOUNOURE L., 1919. Aliments, chitine et tube digestif chez les Coléoptères, Paris, 294 pp.

BUCHNER P., 1930. Tier und Pflanze in Symbiose. Berlin. 900 pp.

BUCHNER P., 1953. Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Microorganismen, Basel, Stuttgart, 771 pp.

CHAUVIN R., 1956. Physiologie de l'Insecte. I. N. R. A. Paris, 916 pp.

COUTURIER A., HURPIN B., 1957. Les Hannetons et l'Agriculture. *Cahier des Ing. Agro.*, 23-29.

COUTURIER A., ROBERT P., 1954. Les petite Hannetons et leurs parasites dans la région de Colmar. *Bull. Soc. Hist. Nat. Colmar*, 40-51.

COUTURIER A., ROBERT P., 1955. Recherches sur le comportement du Hanneton commun (*Melolontha melolontha* L.) au cours de sa vie aérienne. *Ann. Epiphyties*, 19-60.

COUTURIER A., ROBERT P., 1956. Observations sur *Melolontha hippocastani* F. *Ann. Epiphyties*, 431-450.

COUTURIER A., ROBERT P., 1958. Recherches sur les migrations du Hanneton commun *Melolontha melolontha* L. *Ann. Epiphyties*, 257-328.

COUTURIER S., POSSOMPES B., COUTURIER A., 1961 Observations sur l'iléon Melolonthinae (Coléopt. Scarab.) *C. R. Ac. Sc.*, **252**, 3870-72.

DAY M. F., WATERHOUSE D. F., 1953. Structure of the alimentary system. Functions of the alimentary system. etc... 273-349 in ROEDER K. P., *Insect Physiology*, New York, 1100 p.

DECOPPET 1920. Le Hanneton, Biologie, Apparition, Destruction. Lausanne, Genève, 131 pp.

DEEGENER P., 1904. Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. *Zool. Jahrb., Anat.*, **20**, 499-676.

DUFOUR L., 1824. Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres Insectes coléoptères. *Ann. Sc. natur.*, **11**, 462-482-5. III., 215-242.

DUMAS. Bactériologie médicale. Flammarion. Paris.

HAAN W. de., 1835. Mémoires sur les métamorphoses des Coléoptères. Les Lammellicornes. *Nouv. Ann. Mus. nat. hist.*, Paris **4**, 125-164

HEYMONS R., 1930. Uber die Biologie der Passalus-Käfer. *Zeits. Morph. Oekol. Tiere*, **16**, 74-100, 14 fig.

HEYMONS R., HEYMONS H., 1934. Passalus und seine intestinale Flora. *Biol. Zbl.*, **54**, 40-51.

HURPIN B., 1953. Relation entre la diapause et l'ovogenèse chez *Melolontha melolontha* L. (Coléopt. Scarabeidae). *C. R. Ac. Sc.*, **237**, 189-91.

HURPIN B., 1955. Évolution des testicules et diapause de *Melolontha melolontha*. *C. R. Ac. Sc.*, **241**, 1861-63.

HURPIN B., MAILLARD J., 1952. Remarques sur la biologie d'*Amphimallon solstitialis* L. (Col. Scarabaeidae). *Bull. Soc. Entom. Fr.*, **57**, n° 4, 58-60.

IMMS A. D., 1957. A general textbook of entomology. 9e édit., London, 886 pp.

JEANNEL R., 1949. Ordre de Coléoptères. Partie générale, 771-891 in Grasse, PP. Traité de Zoologie, 9, Paris 1117 pp.

KARAWAIEW W., 1899. Ueber Anatomie und Metamorphose des Darmkanals der larve von *Anobium paniceaum* O. *Biob. Zbl.*, **19**, 122-130, 160-171, 196-202.

KERN F., 1950. Untersuchungen an *Amphimallus solstitialis* L. mit Versuchen zur bakteriologischen Bekämpfung von Engerlingen. *Ent. Inst. Eidg. Techn. Hochschule*, Zurich, 75 pp.

KOCH A., 1933. Uber das Verhalten symbiontenfreier *Sidodrepa*-Larven. *Biol. Zentrbl.*, **53**, 199-203.

KOCH A., 1933. Uber künstlich symbiontenfrei gemachte Insekten. *Verhl. deutsch. Zool. Ges.*, 143-150.

LENGERKEN H., von, 1942. Ekto-und Endosymbiosen zwischen phytophagen Käfern, Pilzen und Bakterien. *Biol. gen.*, **16**.

LEWIS H. C., 1926. The alimentary canal of *Passalus*. *Ohio. Jour. Sci.*, **26**, 11-21.

LISON L., 1938. Contribution à l'étude morphologique et histo-physiologique du système malpighien de *Melolontha melolontha* Linné (Coléoptère). *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **69**, 195-233.

MINGAZZINI P., 1888. Ricerche anotomiche ed istologiche sul tubo digerente delle larve di alcuni Lemellicorni fitofagi. *Boll. Soc. Natural.*, Napoli, 2, 130-134.

MINGAZZINI P., 1889. Ricerche sul tubo digerente dei Lamellicorni fitofagi (inseti perfetti). *Boll. Soc. Natural. Napoli*, 3e, 24-30.

MINGAZZINI P., 1889. Ricerche sul canale digerente delle larve dei Lamellicorni fitofagi. *Mittheil. Zool. Station, Neapel*, **9**, 1-112.

MINGAZZINI P., 1889. Ricerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofagi (Insetti perfetti). *Mitth. Z. Stat., Neapel*, **9**, 266-304.

PAILLOT A., 1933. L'infection chez les insectes, immunité et symbiose, 535 pp. Trevoux.

PATTERSON M. T., 1937. The cellular structure of the digestion tract of the beetle, *Passalus cornutus*. Fab. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **30**, 619-640.
PEREZ C., 1903 Contribution à l'étude des métamorphoses. *Bull. sc. France Belg.*, **37**, 195-426.
PETRI L., 1909. Ricerche sopra i batteri intestinali della Mosca olearia. *Mem. Stat. Pathol. végét.*, Rome 4, 1-130.
PLATEAU F., 1875. Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Insectes, 1ère partie. *Mém. Acad. Roy. Sc. Belg.*, **41**, 1-124.
POINTEAU Y., 1958. Recherches sur la localisation et la transmission des bactéries du tube digestif de *Ceratitis capitata* Wied (Diptère Trypetides) Diplôme, Paris.
POYARKOFF E., 1914. Essai d'une théorie de la nymphe des insectes holométaboles. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **54**, 221-265.
REVILLIOD P., 1908. Influence du régime alimentaire sur la croissance et la structure du tube digestif. *Revue Suisse Zool.*, **16**, 241-320.
RICHARDS A. G., 1951. The integument of Arthropods. University Minnesota press. Minneapolis, 411 p.p.
RICOU G., 1958. Les diastases du tube digestif de *Melolontha melolontha* L. *Rev. Path. vég. ento. agric. France*, **37**, 249-253
RUNGIUS H., 1911. Der Darmkanal (der Imago und Larve) von *Dytiscus marginalis* L. *Zeitschr. wiss. Zool.*, **98**, 179-287.
SERRES M. de., 1813. Observations sur les usages des diverses parties du tube intestinal des Insectes. *Ann. Mus. Hist. Nat. Paris*, **20**, 89-114.
SCHAEFER R., 1954. Zur Kenntnis der Anatomie, Physiologie und Ökologie des Brachkäfers, *Rhizotrogus aestivus* Oliv. (Col. Lam). *Zeitschr. f. angwdt. Entom.*, **35**, 381-424.
SNODGRASS R. E., 1935. Principles of Insect Morphology New-York, 667 pp.
STEINHAUS E, A., 1941. A study of the bacteria associated with thirty species of Insects. *J. Bact.* **42**, 757-790.
STEINHAUS E. A., 1947. Insect microbiology, New-York, 763 pp.
STEINHAUS E. A., 1949. Principles of Insect Pathology, New-York, 757 pp.
STEUDEL A., 1913. Absorption und Secretion im Darm von Insecten. *Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. u. Phys.*, **33**, 164-224.
STRAUS-DURCKHEIM J.-H., 1828. Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés auxquelles on a joint l'anatomie descriptive du *Melolontha vulgaris*. Hanneton. 434 pp., Paris, Strasbourg.
SWINGLE M. C., 1930. Anatomy and physiology of the digestive tract of the Japanese beetle. *Jour. Agr. Res.*, **41**, 181-196.
UMEYA K. 1960. A Comparative Morphology of the Alimentary Tract in the Adults of Lamellicorn Beetles (Coleoptera) *Mem. Fac. Agricult. Hokkaido University* **3**, 60-93, 17 pl.
VOGEL W., 1950. Eibildung und Embryonalentwicklung von *Melolontha vulgaris* F. und ihre Auswertung für die chemische Maikäferbekämpfung. *Z. f. angwdt. Entomologie*, **31**, 4, p. 538-580.
VOGT C., YUNG E., 1894. Traité d'Anatomie comparée pratique, **2**, 989 pp.
WERNER E., 1926. Die Ernährung der Larve von *Potosia cuprea* F. (*Cetonia floricola* Herbst.). *Zeits. Morph. Oekol. Tiere*, VI, 150-207.
WIEDMANN 1930. Die Zelluloseverdauung bei Lamellicornier-larven. *Zeits. Morph. Oekol. Tiere*, XIX, 228-258.
WIGGLESWORTH V. B., 1953. The principles of Insect Physiology. London, 5e édit., 546 pp.
WILDBOLZ Th., 1954. Beitrag zur Anatomie, Histologie und Physiologie des Darmkanals der Larve von *Melolontha melolontha* L. *Bull. Soc. Entom. Suisse*, **27**, 194-239.

SIGNIFICATION DES ABRÉVIATIONS

A. = Abdomen.
A. R. = Ampoule Rectale.
B. = Bactéries.
C. a. = Cæcums antérieurs du mésenteron.
C. m. = Cæcums moyens du mésenteron.
C. P. = Cæcums postérieurs du mésenteron.
Ch. P. = Chambre proctodéale.
Ch. P. l. = Chambre proctodéale larvaire rejetée.
C. = colon.
C. D. = Côté dorsal.
C. V. = Côté ventral.
E. = Epines.
Ep. = Epithélium.
I. = Iléon.
I. G. = Intestin grêle.
It. = Intima.
It. r. = Intima rejetée.
L. I. = Lumière de l'intestin.
Ms. = mesenteron ou int. moyen.
M. C. = muscles circulaires.
M. L. = Muscles longitudinaux.
Oe. = œsophage.
Ph. = Pharynx.
P. = Proctodeum ou int. postérieur.
R. B. = Revêtement bactérien.
R. = Rectum.
R. i. = Repli interne.
S. g. = Substance granuleuse.
St. = Stomodeum ou int. antérieur.
Th. = Thorax.
T. M. = Tube de Malpighi.
T. M. c. = Tube de Malpighi court.
T. M. l = Tube de Malpighi long.
Tr. = Trachée.
μ = micron.

Ann. Épiphyties, 1961, **12** (3), 347-354.

LES PHÉNOMÈNES DE RÉTABLISSEMENT CHEZ LA FLAVESCENCE DORÉE DE LA VIGNE.

A. CAUDWELL

Station de Pathologie végétale,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Ouest, Pont-de-la-Maye (Gironde).

SOMMAIRE

En l'absence de toute possibilité actuelle de transmission mécanique ou par vecteur, une étude de la Flavescence dorée a pu être réalisée par l'observation des plantes malades et l'étude de leurs descendances végétatives. Ces expériences ont permis d'apporter une contribution à la connaissance de la cause des rechutes de cette maladie, et au mécanisme de leur déclenchement. Elles ont permis également de comparer cette virose à d'autres cas connus, et de lui reconnaître une forte parenté de comportement avec la maladie de la Frisolée de la Betterave (beet Curly top), maladie transmise par cicadelles, qui sévit en Californie.

INTRODUCTION

Depuis que WINGARD (1928) a montré que le Tabac atteint du virus de la maladie des tâches annulaires (ring spot) se rétablissait après avoir présenté des symptômes graves, plusieurs auteurs ont signalé des cas analogues (BENNETT 1944, EAST 1931, LESLEY et WALLACE 1938). Ces guérisons apparaissent spontanément, de façon presque indépendante des conditions extérieures, ce qui les distingue des masquages temporaires observés chez de nombreuses viroses végétales.

Les phénomènes de rétablissement seront étudiés ici pour la Flavescence dorée, grave maladie de la vigne transmissible par la greffe (CAUDWELL 1957), qui sévit dans plusieurs régions de France.

Des recherches menées dans les vignobles de *Baco 22 A* de Gascogne où la Flavescence dorée a pu être observée depuis ses débuts ont déjà permis d'établir un certain nombre de faits :

— Cette maladie se propage de façon épidémique et rapide ; ses premières manifestations sur un cep donné sont toujours graves : les symptômes (non aoûtement des rameaux, feuilles révolutées, jaunes et cassantes) s'étendent souvent à l'ensemble du cep. Ce stade a été appelé *crise de première année*, ou simplement crise.

— A partir de l'année suivante, le cep se guérit de lui-même. Dès lors, il ne pré-

sentera plus que des *rechutes* peu graves en moyenne, ne concernant que certains rameaux atteints sur toute leur longueur.

— La gravité de ces rechutes (proportion de rameaux atteints sur le cep) paraît indépendante d'une année à l'autre.

L'objet de la présente note est d'étudier le comportement en zone non contaminée des descendances végétatives des ceps malades.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Toutes les descendances végétatives étudiées proviennent de ceps chez lesquels l'histoire de la maladie a été notée au moins annuellement depuis l'apparition de la Flavescence dorée. Il s'agit essentiellement de vignes de Gascogne constituées du cépage hybride *Baco 22 A.*

Les boutures ont été prélevées durant la période hivernale, sur des rameaux présentant un aspect sain. Les sarments malades non aoûtés sont en effet impropres à cet usage, car ils meurent en hiver. Mais il est possible de montrer en les maintenant en vie grâce à certaines précautions que leur élimination ne fausse pas l'échantillonnage.

Les divers essais qui seront mentionnés ici furent réalisés en serre ou en pépinière à l'abri des contaminations naturelles.

RÉSULTATS

1) *Comportement des descendances végétatives des ceps malades.*

Si l'on fait des boutures à partir de sarments prélevés sur des ceps malades dans les vignobles contaminés, 15 p. 100 d'entre elles environ présentent les symptômes de la Flavescence dorée. Ces 15 p. 100 de « boutures malades », très sensibles à cause de leur jeune âge, meurent le plus souvent. Si elles y échappent naturellement, ou si on les maintient en vie par des soins particuliers, rares sont celles qui manifestent encore des symptômes l'année suivante. Dès la troisième pousse, ce lot présentera un rétablissement complet et définitif.

Les 85 p. 100 de boutures qui n'ont pas manifesté la maladie dans l'année de leur plantation resteront définitivement indemnes de symptômes.

L'ensemble de ces descendances végétatives provenant, soit des 15 p. 100 qui ont manifesté des symptômes en première année, soit des 85 p. 100 qui n'en ont jamais présenté, se rétablit donc entièrement au bout d'un an, de deux ans au maximum passés à l'abri des contaminations.

Si les bois de ces plantes sont repris en vue de contaminer par greffage des bois sains, aucun symptôme n'apparaît sur ces derniers. *Les bois guéris, cultivés à l'abri des contaminations, ont donc perdu leur capacité de transmettre la Flavescence dorée par greffage.*

2°) *Comportement des descendances végétatives groupées par cep-mère.*

Si au lieu de considérer globalement les descendances végétatives de nombreux ceps malades, on étudie séparément celle de chaque pied, on est frappé par le fait que les symptômes, quasi absents dans certaines descendances sont très fréquents dans d'autres. Il en est de même pour les transmissions par la greffe.

Il n'a pas été possible de rattacher ce fait à une constante du cep ou à une quelconque caractéristique de sa situation dans le vignoble : ce ne sont pas les mêmes pieds qui donnent chaque année les forts pourcentages de boutures malades ou de transmission par greffe.

Le caractère fortuit de la capacité d'un cep à donner des boutures malades a été alors rapproché du caractère, fortuit lui aussi, de l'apparition des rechutes au champ sur ces mêmes ceps. Une corrélation a pu être mise en évidence entre ces deux propriétés, et l'on peut dire que *les boutures prélevées en hiver sur un cep donné ont d'autant plus de chances de présenter des symptômes de maladie durant l'été suivant, que le cep-mère lui-même sera plus gravement atteint dans cette même saison.*

3°) *Localisation précise de l'origine des boutures malades sur le cep-mère.*

Afin de préciser les résultats précédents, nous avons tenté de déterminer la situation où se trouvaient sur les ceps-mères anciennement malades les boutures qui présentent les symptômes de la Flavescence dorée.

Des boutures faites avec des sections de vieux bois n'ont donné aucun symptôme en serre. Une étude sur des boutures de sarments a été alors conduite de la façon suivante :

Tous les sarments d'un certain nombre de ceps malades ont été prélevés en hiver en laissant sur la souche de petits moignons de deux yeux, appelés coursons en viticulture. Chaque sarment a reçu un numéro qui a été reporté sur une étiquette fixée au courson dont il provient.

Les bois de taille ainsi récoltés ont été coupés en boutures de deux yeux qui furent plantées dans l'ordre où elles se trouvaient sur chaque cep : sarment par sarment, et classées selon leur niveau sur le sarment (tableau A).

Cette plantation, faite en serre, a permis de faire les constatations suivantes :

a) Certains ceps donnent un nombre de boutures malades bien supérieur à d'autres. Ce fait a été confirmé.

b) Pour un même cep, de grosses différences ont été notées entre les descendances des divers sarments ; certains ne montraient aucun symptôme, d'autres donnaient au contraire de nombreuses boutures malades.

c) Lorsque les symptômes de la Flavescence dorée apparaissent, ceux-ci sont parfois groupés sur plusieurs boutures consécutives d'un même rameau. Des tests statistiques ont montré que les groupements de deux à cinq individus malades étaient plus fréquents que dans une distribution au hasard.

d) Dans ces groupes de plusieurs boutures malades consécutives, celles qui sont au centre sont souvent les plus atteintes ; ce fait implique un « point de départ » des symptômes très localisé.

e) Les tests statistiques montrent que le niveau d'apparition des groupes de boutures malades est fortuit sur un rameau donné. Parfois, deux ou plusieurs groupes de malades se révèlent sur un même sarment.

f) De même que les symptômes apparaissent fréquemment sur plusieurs boutures consécutives, ils se manifestent souvent simultanément sur les boutures de base du sarment et sur le courson correspondant resté sur le cep-mère (tableau A).

TABLEAUX

ANALYSES DES DESCENDANCES VÉGÉTATIVES

Bois rétablis.

Bois n'ayant encore présenté aucun symptôme de maladie.

Bourgeon donnant naissance à un rameau d'aspect sain.

Bourgeon « induit » donnant naissance à un rameau d'aspect malade.

Zones « induites » au moment du prélèvement des boutures.

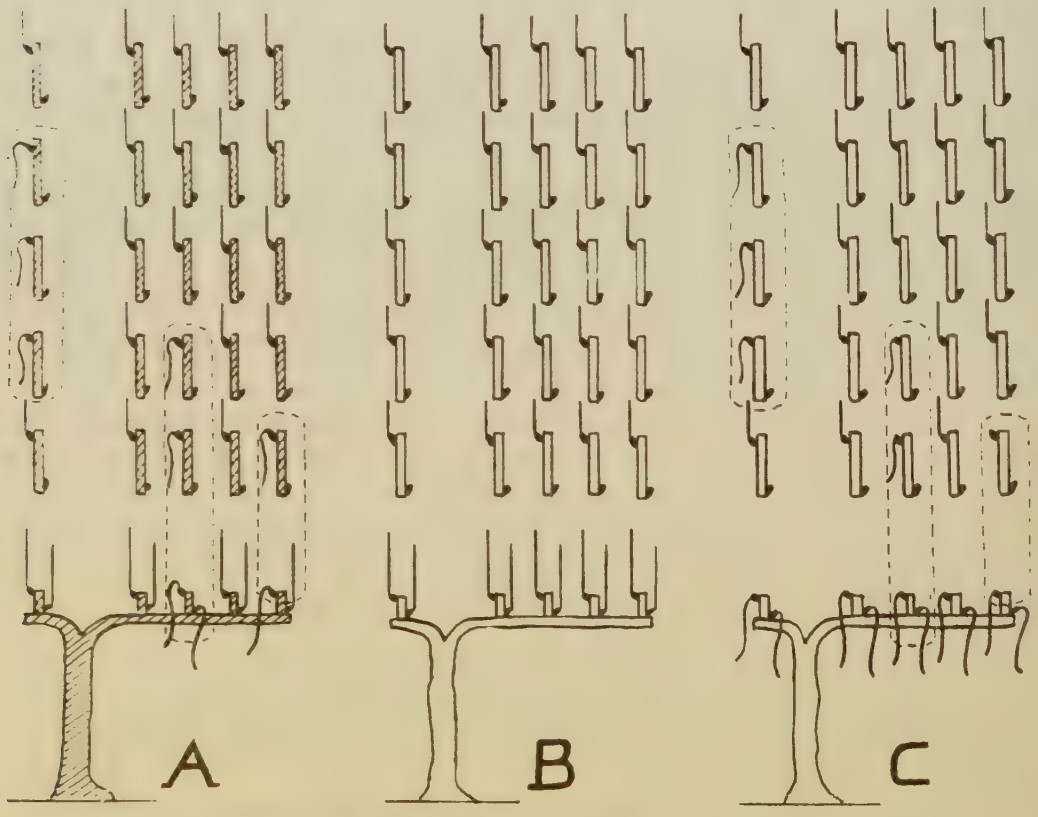


TABLEAU A : Cep rétabli : induction des symptômes localisées, maladie peu systémique.

TABLEAU B : Cep sain, resté sain dans l'année qui suit le prélèvement des bois : pas de symptôme.

TABLEAU C : Cep sain, tombé en crise dans l'année qui suit le prélèvement des bois : induction des symptômes localisée, maladie très systémique.

Ce dernier fait nous paraît de la plus grande importance. Il explique de façon précise la corrélation que nous avons notée entre les symptômes au champ sur le cep-mère, et en serre sur ses descendances végétatives : dans les deux cas, l'apparition des symptômes paraît due à une même cause, qui se produit avant la période hivernale précédente, durant laquelle les boutures ont été séparées du cep-mère.

Si nous appelons *induction* le phénomène encore inconnu qui déclenche le processus conduisant à l'apparition des symptômes soit sur le cep-mère, soit sur les boutures qui en proviennent, nous pouvons résumer ainsi ce que nous en savons :

— L'induction ne se produit qu'en zone contaminée (puisque les ceps au champ sont toujours sujets aux rechutes, contrairement aux boutures en serre qui se guérissent définitivement au bout d'un an ou deux).

— L'induction ne provoque aucun symptôme dans l'année où elle se produit. Une incubation hivernale est nécessaire pour que la maladie se déclenche.

— L'induction se produit en des points très localisés, mais fortuits des pousses feuillées développées durant l'année qui précède la rechute (l'analyse des descendances végétatives ordonnées a permis de les localiser).

Ces données nous amènent à faire l'hypothèse que les rechutes seraient provoquées par des réinoculations de l'organisme vecteur.

4°) *Etude de l'hypothèse d'une induction des rechutes par réinoculation du vecteur.*

Il ne nous est pas possible à l'heure actuelle de vérifier directement cette hypothèse, car le vecteur de la Flavescence dorée n'est pas encore connu. Nous avons cependant employé deux méthodes qui paraissent assez concluantes :

a) *Comparaisons des rechutes et des crises de première année durant l'hiver qui précède les symptômes.*

Pensant que les crises de première année sont certainement dues à une première inoculation par le vecteur, nous avons comparé les rechutes à celles-ci, selon la méthode d'analyse des descendances végétatives que nous venons de développer.

Parallélement aux bouturages faits à partir de sarments pris sur des ceps malades (tableau A), il est possible d'utiliser les bois de pieds qui n'ont encore jamais présenté de symptôme de Flavescence dorée, mais situés en des lieux susceptibles d'être gagnés prochainement par l'épidémie.

Les pieds qui resteront sains durant l'été qui suit le prélèvement des bois ne montreront jamais de symptôme dans leurs descendances végétatives maintenues à l'abri des contaminations (tableau B).

Au contraire, ceux qui tomberont en crise primaire donnent environ 15 p. 100 de boutures malades (tableau C), comme les bois pris sur les ceps anciennement atteints considérés précédemment (tableau A).

On ne peut donc pas déceler de différences au moment du prélèvement hivernal des bois entre les ceps qui vont montrer des symptômes de crise, et ceux qui vont rechuter. Dans les deux cas, l'induction des symptômes paraît semblable, très localisée en un nombre réduit de points (tabîeau A et C). Ce résultat paraît vérifier l'exactitude de l'hypothèse faite ici selon laquelle les rechutes seraient provoquées par des réinoculations du vecteur.

b) *Etude de l'influence de la contamination naturelle sur les bois sains et les bois rétablis*

Une plantation de boutures saines et malades a été réalisée en zone contaminée. Les unes et les autres étaient sur des rangs alternés, et groupées par cep-mère.

Durant la première année, aucun symptôme n'est apparu sur les boutures saines, alors que les malades se comportaient grosso modo comme les ceps dont elles provenaient, à une vingtaine de kilomètres de là.

Par la suite, cette corrélation a disparu, et l'épidémie s'est développée dans la nouvelle plantation, à partir d'une de ses extrémités, atteignant parallèlement les rangs sains et malades selon l'image classique du développement de cette maladie.

Les premières rechutes de boutures malades étaient donc manifestement dues à leur état dans leur vigne d'origine. Celles des années suivantes étaient propres à la nouvelle plantation. Les boutures saines n'ont pu être atteintes que depuis leur déplacement dans cette zone contaminée, et l'apparition des symptômes aux mêmes niveaux sur les rangs sains et rétablis montre bien que les rechutes sont provoquées par des réinoculations du vecteur.

5°) *Comparaison entre les bois sains et les bois rétablis.*

Nous venons de voir que l'initiation des rechutes paraît identique à celle des crises. Ceci n'implique aucunement qu'il n'existe plus de différence entre un bois sain et un bois rétabli.

On détermine de façon grossière les *bourgeons induits* du cep d'après le comportement en serre de la bouture qui fut prélevée en hiver en leur proximité immédiate. Si celle-ci s'est montrée malade, le bourgeon proximal du courson aura de fortes chances d'être induit.

Dans le cas des ceps anciennement atteints, les symptômes restent localisés aux pousses issues des bourgeons induits et s'étendent parfois à leurs voisins proches, comme c'est le cas sur les boutures (tableau A). Ceci explique que les rechutes ne concernent qu'une partie des sarments du cep. Les autres rameaux ne présenteront aucun symptôme même en fin de saison. *La Flavescence dorée est donc très peu systémique dans les pieds rétablis.*

Au contraire, les ceps sains qui entrent en crise voient leurs symptômes se généraliser, parfois dès le débourrement et souvent sur la totalité des rameaux (tableau C en bas). *La Flavescence dorée est donc très systémique dans le bois sain.*

Nous pensons que ces faits peuvent expliquer le caractère grave et général des crises, et l'aspect bénin des rechutes. Ils montrent également que la corrélation de comportement entre le courson resté sur le cep et la bouture qui fut prélevée en sa proximité n'était décelable que sur les ceps où la maladie est peu systémique : ce fut le cas dans notre expérience.

DISCUSSION

Si l'on désire comparer ces résultats obtenus pour la Flavescence dorée à ceux qui furent signalés pour d'autres viroses présentant des phénomènes de rétablissement, une remarque s'impose au départ : les moyens de recherche n'ont pas été les mêmes. Il s'agissait de maladies de plantes annuelles, au plus bisannuelles, pour lesquelles

on disposait de moyens de transmissions commodes (l'inoculation mécanique dans le cas du Ring-spot du tabac, le vecteur dans le cas du Curly-top de la Betterave). La Flavescence dorée n'est connue que sur la vigne, et l'on ne dispose pas d'autres méthodes de transmission que l'infection naturelle dont nous ignorons le mode, et le greffage.

PRICE (1932) a montré qu'un greffon prélevé sur un tabac rétabli de la maladie des taches annulaires était capable de provoquer l'apparition des symptômes de crise sur une plante saine. Ce résultat a été retrouvé chez l'ensemble des maladies de ce type qui se séparent donc très nettement des faits observés chez la Flavescence dorée. Dans ce dernier cas, on l'a vu, les greffons prélevés sur des boutures entièrement rétablies, c'est-à-dire qui ont passé quelques années à l'abri des contaminations ne transmettent plus la maladie.

Le seul exemple que nous offre la virologie végétale d'un comportement semblable est celui de la Frisolée (Curly top) de la Betterave à sucre étudié en Californie. WALLACE (1944) a montré qu'un greffon de tabac rétabli après avoir subi une crise grave de Curly top ne transmet que des symptômes atténués de cette maladie à une plante saine. Plusieurs hypothèses peuvent être émises pour expliquer le comportement particulier de ces deux viroses. WALLACE pensait pour le Curly top à un système antigène-anticorps dont ce serait le seul exemple en virologie végétale. On pourrait ainsi invoquer la présence d'une substance inhibitrice produite par le virus lui-même ou la transformation du virus en un état non virulent.

Les études faites sur la maladie des taches annulaires du Tabac (PRICE, 1932) ont montré qu'une plante rétablie était prémunie contre de nouvelles inoculations par le même virus. Ce résultat a été retrouvé dans le cas du Curly top, mais la prémunition s'y présente de façon extrêmement spécifique ; elle existe entre certaines lignées de ce virus qui est très diversifié, mais pour d'autres, elle n'est que partielle (WALLACE, 1944). Cette spécificité rappelle celle des anticorps antigènes, et peut étayer dans une certaine mesure l'idée de WALLACE de l'existence d'un tel système.

Nous avons vu que les ceps atteints de Flavescence dorée sont sujets à des réinoculations. Mais cette maladie, très systémique dans les bois sains, l'est très peu dans les bois rétablis. Ce fait est vraisemblablement une forme de prémunition. Quant à l'existence même des rechutes partielles par réinoculation qui peuvent rapprocher encore la Flavescence dorée du Curly top, il est prématuré de dire si elles sont dues chez la virose de la Vigne à une grande variabilité du virus ou à sa dilution dans la plante.

Après avoir insisté sur les ressemblances de la Flavescence dorée et de la Frisolée de la Betterave, il est nécessaire de signaler quelques faits particuliers à la première de ces maladies, sans préjuger s'il s'agit de différences liées au virus ou à la plante qui est pérenne. Nous avons signalé dans une précédente publication (CAUDWELL, 1957) que l'inoculation de bois sains par des greffons malades provoque l'apparition des symptômes dans l'année même. La présente note montre que l'induction naturelle des symptômes, qui n'est autre, semble-t-il, que l'inoculation par le vecteur a scuvent lieu dans l'année qui précède l'extériorisation de la maladie. La transmission par la greffe paraît comparable à la généralisation du mal dans la plante. L'infection naturelle nécessite au contraire de longs mois d'incubation, comprenant souvent le repos végétatif. Nous ignorons encore les facteurs de l'hiver provoquant l'éveil de la virulence, mais il est du plus grand intérêt de les connaître afin de lever un lourd

handicap dans la réalisation de notre expérimentation. Actuellement, en effet, nos essais ne livrent leurs résultats qu'au bout d'un an, après la mise en place de ceux de l'année suivante.

Reçu pour publication en juillet 1961.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BENNETT C. W., 1944. Latent virus of Dodder and its effect on sugar beet and other plants. *Phytopathology*, **34**, 77-91.

BENNETT C. W., 1955. Recovery of water pimpernel from curly top and the reaction of recovered plants to reinoculation with different virus strains. *Phytopathology*, **45**, 531-536.

CAUDWELL A., OTTENWAELTER M., 1957. Deux années d'études sur la Flavescence dorée, nouvelle maladie grave de la vigne. *Ann. Amélior. Plantes*, **7**, 359-393.

EAST E. M., 1931. Immunity to sugar cane mosaic acquired by the host. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **17**, 331-334.

LESLEY J. W., WALLACE J. M., 1938. Acquired tolerance to curly top in tomato. *Phytopathology*, **28**, 548-553.

PRICE W. C., 1932. Acquired immunity to ring spot in Nicotinana. *Boyce Thompson Inst. Contrib.*, **4**, 359-403.

PRICE W. C., 1936. Virus concentration in relation to acquired immunity from tobacco ring spot. *Phytopathology*, **26**, 503-529.

WALLACE J. M., 1944. Acquired immunity from curly top in Tobacco and Tomato. *J. Agric. Res. U. S.*, **69**, 187-214.

WINGARD S. A., 1928. Hosts and symptoms of ring spot, a virus disease of plants. *J. Agric. Res.*, **37**, 127-153.

Ann. Épiphyties, 1961, **12** (3), 355.

CHRONIQUE DES LIVRES

DESCHIENS (R.) et COSTE (C.) — **La lutte contre les insectes ravageurs des œuvres d'art en bois sculpté.** Publication du Centre internatl. d'études pour la conservation et la restauration des biens culturels). Paris, Masson, 1961, 39 p. Prix : 8 NF.

Les dommages causés par les insectes xylophages aux objets d'art en bois sculpté sont d'une extrême gravité puisqu'on peut estimer à 80 p. 100 le nombre d'objets d'art ou de meubles anciens qui sont infestés par eux. Il est donc indispensable de les combattre systématiquement, et pour cela tout d'abord de les connaître.

Après les avoir énumérés et décrits, les auteurs étudient les dommages provoqués par les insectes xylophages. Ils posent ensuite les fondements d'un « diagnostic étiologique de la maladie ». Puis ils étudient la prophylaxie et la restauration interne des bois sculptés, attaqués par des divers parasites. Après avoir donné les éléments des traitements par les insecticides en indiquant les moyens de les appliquer sans détériorer l'objet lui-même, ils décrivent la technique de l'imprégnation qui permet la consolidation des objets menacés.

Cette monographie, richement illustrée de 12 planches hors-texte, constitue un ouvrage d'une grande utilité pour tous ceux qui s'intéressent aux trésors artistiques. Son intérêt se mesure à la valeur des œuvres d'art qu'elle permettra de préserver.

Le Directeur-Gérant : M. L. CAGNAC.

Imprimerie BUSSIÈRE Saint-Amand (Cher), France. — 11-12-1961.

Dépôt légal : 4e trimestre 1961 *N° d'impression : 107.*

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, PARIS-VII^e^. Tél. : INV 41.09.
Directeur : H. FERRU

Conseil Supérieur de la Recherche Agronomique

Président ..... M. le Ministre de l'Agriculture.
Vice-Président ..... M. le Professeur LEMOIGNE, membre de l'Institut.

Comité Permanent de la Recherche Agronomique

Président ..... M. le Professeur LEMOIGNE.
Membres ..... MM. les Professeurs BRESSOU, TERROINE.
Le Directeur de l'Institut National de la Recherche Agronomique
L'Inspecteur général de la Recherche Agronomique,
Les Directeurs centraux de Recherches.

Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : M. BUSTARRET, Inspecteur général de la Recherche Agronomique.

Agronomie. — M. BOISCHOT, Directeur de la Station centrale d'Agronomie.

Physiologie Végétale. — M. COÏC, Directeur de la Station centrale de Physiologie végétale.

Amélioration des Plantes. — M. MAYER, Directeur de la Station centrale de Génétique et Amélioration des Plantes.

Épiphyties. — M. DARPOUX, Directeur de la Station centrale de Pathologie végétale,
M. TROUVELOT, Directeur de la Station centrale de Zoologie agricole,
M. VIEL, Directeur du Laboratoire de Phytopharmacie.

Abeille. — M. CHAUVIN, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux.

Zootechnie. — M. A.-M. LEROY, Professeur à l'Institut National Agronomique,
M. FÉVRIER, Directeur de la Station de Recherches sur l'Élevage,
M. PÉRO, Directeur de la Station de Recherches avicoles.

Technologie agricole. — M. FLANZY, Directeur de la Station centrale de Technologie des produits végétaux,
M. MOCQUOT, Directeur de la Station centrale de Technologie des produits animaux.

Biologie animale, Biochimie, Biophysique. — M. FRANÇOIS, Directeur du Service de Biochimie et de Nutrition,
M. THIBAULT, Directeur de la Station de Physiologie animale.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION :
149, rue de Grenelle, PARIS-VII^e^, Tél. : INV 41.09.

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1962

	FRANCE	ÉTRANGER	LE N°
AGRONOMIE	50 NF	56 NF	9,50 NF
PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE	30 NF	34 NF	8 NF
AMÉLIORATION DES PLANTES	35 NF	39 NF	9,50 NF
ÉPIPHYTIES	35 NF	39 NF	9,50 NF
ABEILLE	20 NF	22 NF	6,50 NF
ZOOTECHNIE	40 NF	44 NF	11 NF
TECHNOLOGIE	35 NF	39 NF	9,50 NF
BIOLOGIE ANIMALE	40 NF	44 NF	11 NF

Chaque demande de changement d'adresse doit être accompagnée de 0,40 NF en timbres-poste.

Les demandes d'abonnements doivent être adressées au Régisseur des Publications de l'Institut National de la Recherche Agronomique, 149, rue de Grenelle, PARIS-VII^e^. C. C. P. : PARIS, 9064-43. Elles peuvent être également souscrites par l'intermédiaire de libraires dans les conditions habituelles.

TABLE DES MATIÈRES

A. CAUDWELL. — Étude sur la maladie du Bois noir de la Vigne : ses rapports avec la Flavescence dorée 241

C. ALLARD. — Sur les *Myceliophthora* du Champignon de couche (*Psalliota hortensis* COOKE). 263

F. CHABOUSSOU. — Recherches sur l'Hoplocampe du Pommier (*Hoplocampa testudine* KLUG). Méthode de lutte chimique 293

S. COUTURIER. — Recherches anatomiques et histologiques sur l'iléon des *Melolonthinae* (Coléoptères Scarabéides) 317

A. CAUDWELL. — Les phénomènes de rétablissement chez la Flavescence dorée de la Vigne. 347

Chronique des Livres 355

I. N. 109.129